Die Elementar-Assoziation im Formationsbilde.

Von

Oscar Drude.

Die Vermehrung der Abhandlungen über die Begriffe und Einteilungen von Vegetationstypus, Vegetationsformation und -Assoziation (oder „Bestandestypus") in neuerer Zeit beweist eine erfreuliche Anteilnahme an einem grundlegenden Gebiete der schildernden und aufbauenden floristischen Tätigkeit in Europa und Nordamerika, welches sich aus einem durch das wissenschaftliche Bedürfnis entstandenen Arbeitsstoff in A. GRISEBACHs „Vegetation der Erde" durch die dann später auf sehr erweiterter Grundlage einsetzenden und theoretisch geklärten Studien der physiographischen Ökologie*) zur Selbständigkeit entwickelt hat und Geographen wie physiologische Ökologen in seine Bahnen zwingt. Trotzdem aber, oder vielmehr wohl gerade aus diesem Grunde der Vielseitigkeit einschlägiger Arbeiten bald über einzelne Vegetationstypen, bald über ganze Florenbezirke, sind wir von einer Einheit in den eingangs berührten Einteilungen weit entfernt, vielleicht weiter als zuvor, wenn man die sich widersprechenden Ansichten, z. B. über die Beziehungen zwischen Standort und Formation oder über den Wert der Physiognomie, miteinander vergleicht. Aber ich möchte das nicht für ein Unglück halten, daß es so ist und daß die Fassungen in so vielseitigem Gewande auftreten. Wären es nur prinzipielle Streitfragen, so würde durch ihre fortgesetzte Erörterung wenig gefördert. Aber die Schriften von wesentlicher Bedeutung enthalten zugleich mit ihren gewöhnlich einleitungsweise oder an besonderer Stelle gegebenen Begriffsbestimmungen die Entrollung eines ökologisch-floristischen, bestimmt umgrenzten Vegetationsbildes, und auf dem Hintergrunde desselben mit allen mehr weniger ausführlich geschilderten ursächlichen, die Verbreitungsökologie bestimmenden Faktoren erhebt sich dann anschaulich die dem Ganzen zugrunde gelegte Auffassung. Das eine ist ein Prüfstein für das andere, und es ist klar, daß der Wege verschiedene zum Ziele führen.

Bei der weitschichtigen Literatur ist es naturgemäß hier, wo es sich nur um ein beschränktes Gebiet der ökologischen Formationslehre, um die Begriffsbildung der „*Elementar-Assoziation*" handeln soll,

---

*) Siehe Literaturverz. 1., S. 210—214.

unstatthaft, auf die anderen Begriffe der Formation und Bestandestypen genauer einzugehen. Gleichwohl sind zunächst Bezugnahmen auf sechs Punkte (A—F) allgemeinerer Art angebracht bezüglich solcher Abhandlungen, welche von einem dem meinigen vortrefflich entsprechenden Standpunkt ausgehend, auch für den besonderen Zweck dieser heutigen Darlegung wichtig sind. Dies um so mehr, als ich des öfteren auf eigene frühere Abhandlungen [**1** (1913), **2** (1889, neu dargestellt in Isis 1915), **3** (1902, Abschn. III), **4** (Kartographie 1907)], zumal auf das in der Formationsbildung für den Hercynischen Florenbezirk im Jahre 1902 ausgeführte Schema zurückkommen muß, dessen Bezeichnungsweise zugleich mit einzelnen Richtlinien den neuen Anschauungen und auf Kongressen geführten Beratungen entsprechend geändert werden mußte.

A. Die Frage nach dem **Werte der physiognomischen Vegetationsformen** für die Beurteilung der Formationen (**1**, und Beiblatt 52, 1914) ist, seitdem ich sie zuletzt prinzipiell behandelte, in allen neueren Abhandlungen im gleichen Sinne bejahend beantwortet, indem besonders E. RÜBEL, THORE FRIES, W. WANGERIN, H. HESSELMAN, EINAR DU RIETZ u. a. ihre Begriffsbestimmungen und Gliederungen physiognomisch gebildet haben und auch EU. WARMING, wenn er auch dem Prinzip der Standortsanordnung für die Formationen nach dem Wasserbedürfnis in der früheren Weise huldigt, doch gleichfalls für den Formationsbegriff selbst die Physiognomie der Lebensformen als grundlegenden Charakter hinstellt und ausführt (**5**, 1916, S. 325 und folgende). TH. FRIES (**6**, Kap. III: Die Pflanzen-Assoziationen des Gebiets, S. 47—49) will sogar unbedingt die Physiognomie, d. h. die Lebensform, zum alleinigen Ausgangspunkt sowohl für die Formationen selbst als auch für deren „System" machen, „weil die Vegetationstypen in der Natur sozusagen direkte und ohne weiteres greifbare Fakta sind, während der Standort und alle damit verknüpften Faktoren gerade die unbekannten Größen sind, welche die Vegetationstypen hervorrufen". Seiner Ansicht nach müssen deshalb exakte Beschreibungen von den Assoziationen die Grundlage für eine systematische Pflanzenphysiognomie bilden; eines der wichtigsten Ziele sei wiederum, alle die für die verschiedenen Standorte charakteristischen Faktoren und ihre Wirkungen auf die Vegetation zu erklären.

Mit den in dem letzten Satze durch Sperrdruck hervorgehobenen Worten, denen FRIES durch eine ausführliche, nicht entfernt an frühere, einseitig durch künstliche Schranken beengte Physiognomie erinnernde Gliederung seiner Assoziationen Nachdruck und Objektivität verleiht, stellt er sich aber, wie mir scheint, von selbst auf einen anderen, dritten Standpunkt, welchen GRADMANN im Gegensatz zur rein physiognomischen und der den Standortsverhältnissen nachgehenden

Methode als „Begründung der Formationen (jetzt Assoziationen) auf ihre floristische Zusammensetzung" bezeichnet (7, 1909; S. 97). Für GRADMANN ist „in der Tat die floristische Methode die einzige, die sich in monographischen Formationsaufnahmen vollständig durchführen läßt. Manche sehr gut umschriebene und zweifellos eine natürliche Einheit darstellende Formation läßt sich überhaupt nicht anders als nach ihrer floristischen Zusammensetzung unterscheiden. . . . . Damit hängt zusammen, daß floristische Formationsaufnahmen immer auch für eine rein physiognomische oder ökologische Zusammenfassung verwertbar sind, während das Umgekehrte nicht der Fall ist. Außerdem hat die floristische Methode den Vorzug, rein analytisch und daher möglichst objektiv zu sein; sie ist unabhängig von jeder physiologischen Theorie und setzt die Kenntnis der Kausalbeziehungen nicht voraus, sondern bereitet sie erst vor" usw. Diese Sätze GRADMANNs sind hier wiederholt, einmal weil sie wie ein Schlüssel wirken für Formationsstudien wie die von TH. FRIES, zweitens weil sie den Schwerpunkt der Formationslehre in eine aus den einzelnen Assoziationen stammende nach oben aufbauende, ganz objektive Tätigkeit legen, und drittens weil sie in gleichzeitiger, den inneren Zusammenhang zwischen physiognomischen Einheiten und Standorts-Ursachen prüfender Berücksichtigung die letzten und kleinsten Pflanzengemeinschaften von eigenem Charakter aufdecken helfen: die Elementar-Assoziationen, die Bestandeselemente, welche sich je nach ihrer Besiedelungskraft an dieser oder jener durch besondere Besiedelungsbedingungen ausgezeichneten Stelle in den ganzen Umfang des Bereiches einer bestimmten Formation teilen. Denn nach der auf dem Brüsseler Botanikerkongreß 1910 gegebenen Begriffsbestimmung für Standort*) bleibt doch für den im Felde arbeitenden ökologischen Floristen ebenfalls kein Zweifel, daß innerhalb jedes Standorts noch die mannigfachsten Modifikationen zur Geltung kommen können und müssen, deren Bedeutung abzuwägen bleibt. Wie hart sich gewisse chemisch wirkende Verschiedenheiten im Kampf der Gewächse auf kleinstem Raum zusammendrängen können, hat in seiner letzten größeren Lebensarbeit G. KRAUS (8, S. 55—58) gezeigt, und ich selbst habe in einer inzwischen gedruckten Untersuchung über strahlende Wärme als ökologischer Faktor**) nachgewiesen, wie große thermische Unterschiede in einer zunächst einheitlich erscheinenden Formation (z. B. in subalpiner Bergheide) nur durch die Lage

*) Unter „Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen". III. Congrès Internat. de Botanique, 14.—20. Mai 1910. Phytogeographische Nomenklatur von C. FLAHAULT u. C. SCHRÖTER, S. 24.

**) In „Flora" 1918: STAHL-Festschrift S. 227—267.

von gräberartig gewölbten Heidehügeln gegen N. oder S. hervorgerufen werden können, Unterschiede, welche auf der einen Seite dieser Hügel zur Besiedelung mit feuchten Moosen, auf der anderen mit Hitze über 50° C ertragenden Flechten geführt haben.

Legen wir also jetzt, wo durch Unterordnung bestimmter Assoziationen unter zusammenfassende Formationen das Gefüge eines lokalen Formationsbildes in erstere verlegt worden ist, den Hauptnachdruck auf die von GRADMANN so genannte floristische Methode, so soll damit weder die ökologische Physiognomik noch die Erfassung der Standorte als Kausalfaktor an Wert verloren haben. Das Bild, welches die gesellschaftliche Bodenbesiedelung durch bestimmt ausgerüstete Lebeformen der Pflanzenwelt im Anschluß an die topographischen Grundzüge einer Landschaft hervorruft, ist das erste und nachdrücklichste. Der formationskundige Geograph auf Forschungsexpedition muß sich oft auf Feststellung solcher Grundzüge beschränken; der florenkundige Botaniker beginnt mit ihnen seine tiefer eindringende Arbeit für wissenschaftlich geläuterte Kombinationen zu höheren und Gliederungen zu kleineren Bestandesgruppen; der der Entwicklung dieses Landschaftsbildes nachgehende Pflanzengeograph nimmt die geognostisch-topographischen Charakterzüge zur Grundlage einer neuen Anordnung derselben Besiedelungsgruppen, welche ihm aber als in steter Bewegung und Umänderungsmöglichkeit erscheinen und im fortgesetzten Kampfe um den Raum mit der Besiedelungkraft ihrer einzelnen Arten oder ökologisch einheitlichen Gruppen vordringend oder rückschreitend, und auf kleinstem Raum nicht einmal für beschränkte Zeiten ruhigen Gleichgewichts völlig stabil. Allen diesen Anforderungen kann nur durch gleichzeitige und sich gegenseitig kontrollierende Berücksichtigung der verschiedenen führenden Gesichtspunkte Genüge geleistet werden; da aber die Aufnahme der Bestandestypen eine floristische Arbeit ist, so wird der Botaniker auf sie als erste Grundlage sich stützen müssen, sofern er sie hinsichtlich der Standortsumgrenzung in ökologisch geschultem Sinne betreibt.

B. Das System der Pflanzengemeinschaften, „ökologischen Vereine“. Nachdem ich in den Abhandlungen der „Isis“ (2, S. 87—97; 1915) die Formations- und Assoziationsgliederung zum Zwecke pflanzengeographischer Arbeiten im herzynischen Florenbezirk ausführlicher erörtert habe mit Ausschluß einer eingehenden Darstellung für die Elementar-Assoziation, genügt hier ein kurzer Auszug daraus, um zu zeigen, wie die Elementar-Assoziation sich zum Ganzen stellt. Eine jede solche Einteilung ist nach Zweckmäßigkeitsgründen zu beurteilen und legt in die Natur Scheidungen hinein, welche zur Erzielung besserer Übersichten konstruiert werden müssen und welche die Natur, die vielmehr mit Übergängen und allseitigen Verbindungen arbeitet, in der

Weise oft nicht kennt. Es soll daher auch hier nicht ein Vergleich dieses „Systems“ mit anderen gesucht werden, da es hauptsächlich darauf ankommt, nach einer zweckmäßig gestellten Disposition ein gegebenes Gebiet ökologisch-floristisch darzustellen*).

A. Vegetationstypus. Ich bilde 12 dieser größten Einheiten von physiognomischen Lebensformen (**1**, S. 225—232). Dieselben enthalten jede noch bedeutende Mannigfaltigkeiten, unter ihnen besonders der 5. *Vegetationstypus der immergrünen und periodisch belaubten Niederholzformationen*, und diese größten Gruppen ökologisch verallgemeinerter und klimatisch charakterisierter, zu jedem Vegetationstypus gehöriger Pflanzengemeinschaften bezeichne ich als: A I. Formationsklassen mit Klimatypus, welche noch in Formationsgruppen geteilt werden können.

B. Vegetationsformationen.

a) Formationstypus. Höhere Einheiten der Formationen (b) gebildet nach den in den verschiedenen Florenreichen entwickelten Trägern der herrschenden physiognomischen Lebensformen.

(Diese Lebensformen sind in Ökologie 1913, S. 31—100, in 55 ökologisch-physiognomischen Gruppen für das Gewächsreich dargestellt, und in diesen Gruppen, zugleich mit den natürlichen Familien oder Gattungen, welche bestimmte Charakterformen dazu liefern, finde ich die zweckmäßige Unterlage für den übergeordneten Begriff des Formationstypus. Siehe unten, Punkt F.)

b) Formation (Begriffserklärung **1**, S. 217 und Isis 1915, S. 88).

1. Assoziation = Bestandestypus. (Definition nach den Actes du Congrès botan., Brüssel (1910); vergl. Isis, Abh. 1915, S. 89).

Die Bestandestypen gliedern sich

α) floristisch (nach Arealen von Charakterarten bez. Leitpflanzen) in Facies;

β) ökologisch nach wechselnden Bedingungen des Standorts in Edaphische Nebentypen (z. B. solche des Salz-, Sand-, Mergel-, Kalk-, Basaltbodens);

---

*) Sehr richtig bemerkt GRADMANN (7, S. 93), daß für die praktische Einteilung der Formationen (und, kann man hinzufügen, noch mehr für ihre Anreihung nach zweckmäßigen Gesichtspunkten) allgemeine Vorschriften für den Darsteller nicht erwünscht und für die allgemeine Verständigung nicht nötig sind. Besonders braucht sich die Darstellung für einen gegebenen Florenbezirk mit seinen Formationen beschränkter Zahl nicht unmittelbar an eine für die gesamte Vegetation der Erde synoptisch verfertigte Gesamtgliederung anzuschließen. Ähnlich finden wir dasselbe Verfahren auch bei RÜBEL und BROCKMANN-JEROSCH, deren generelles System wiederum W. WANGERIN (9, S. 172) auch nur für die Zwecke der Gesamtökologie zu gebrauchen empfiehlt.

γ) physiognomisch nach der Art der Vergesellschaftung der Lebensformen und ihrer dominierenden Arten in Subtypen (im Sommerlaubwalde z. B. nach den herrschenden Arten mit Beigemisch von Lianen);

2. Elementar-Asoziationen = Bestandeselemente. Die letzten als wesentlich erkannten Einheiten, einschließend die einander gleichwertigen, durch Geselligkeitsanschluß mit Wanderungs- und Ablösungsbestreben einem steten inneren Wechsel unterworfenen „Einzelbestände“, welche terminologisch als Aggregationen bezeichnet werden mögen.

Das Wesen der Elementar-Assoziation (vergl. **1**, S. 206—210), abgekürzt zu bezeichnen mit **E-Ass.**, im Gegensatz zu der Aggregation, mag sogleich durch ein Beispiel aus älterer Literatur belegt werden, wie es sich aus Neu-Braunschweig v. J. 1903 in Karten und Abbildungen zum ausführenden Text findet — Beigaben, welche hier schwer zu entbehren sind.

Ich hatte in den noch friedlichen Zeiten d. J. 1911 Gelegenheit, die interessanten durch Meeresfluten aufgestauten Marsch- und Fennformationen an der englischen Küste von Norfolk im Zusammenhang mit dem Litoral selbst kennen zu lernen, und sehr ähnliche Formations- und Assoziations-Anordnungen hat W. F. GANONG in seiner dritten Mitteilung über die ökologische Pflanzengeographie von Neu-Braunschweig veröffentlicht (**10**, S. 298—302, 349—367), enthaltend die Vegetation des Cumberlandbassins (Bay of Fundy, Karte a. a. O. S. 164). Eine vergrößerte Formationsaufnahme (S. 351) zeigt im Stauwasser zweier durch Deiche gegen das Inland abgegrenzter Flüsse eine Salzsumpf-Assoziation *Spartina stricta* Walt. mit *Salicornia herbacea* L. und *Statice Limonium*, **carolinianum* Gray; Lichtbilder stellen deren Zusammenleben und Sonderung nebeneinander dar (S. 353—364, Fig. 9—14). Ein schwaches Ansteigen des schlammig-salzigen Flußufers im Bereich des Stauwassers bis zur Hochflutmarke gibt der *Spartina* das Vorherrschen auf dem untersten Gürtel, der *Statice* auf dem obersten, während *Salicornia* mit beiden sich mischend hauptsächlich charakteristisch für einen mehr nach innen gelegenen Gürtel in weniger feuchten Lagen bezeichnend ist, zumal für neu gebildetes Salzmarschland, das sie aber als Annuelle auf die Dauer nicht hält; es wächst vielmehr *Spartina* von unten und die *Statice* von oben in ihre Felder hinein, so daß einige Lichtbilder hier alle drei führenden Hauptarten auf mehrere Meter breiten Streifen vereinigt zeigen. Sie sind also nicht gleichwertig. GANONG benennt nach ihnen „Assoziationen“ gemäß dem damals in Einführung begriffenen Gebrauch, in dieser Weise die Unterabteilungen einer „Formation“ zu bezeichnen, das Ganze: *„Wild Salt-marsh formation, Limnodium“*. Ich

erblicke in diesen, dicht aneinander geschlossenen und doch nach Ökologie — Gräser mit unterirdisch kriechendem Rhizom, Annuelle mit sukkulent schwachzweigigem Stamm, Rosettenstaude mit dicht sich überlagernden breiten Blättern, — und demgemäß gewählten Standorten gut geschiedenen Pflanzengemeinschaften Beispiele dreier Elementar-Assoziationen, dreier wesentlicher Bestandeselemente einer größeren Salzsumpf-Litoralformation, die in ihrer Gesamtheit naturgemäß noch viel mehr Pflanzenarten umfaßt: diese letzteren verbinden z. T. mehr oder weniger häufig die drei **E-Ass.**, oder sie schließen sich an eine derselben hauptsächlich an, *Suaeda maritima* Dum. an *Salicornia*, *Atriplex patulum* **hastatum* Gray ebenfalls mit dieser wachsend oder oben am Deichrande, *Plantago maritima* angeschlossen hauptsächlich an die *Statice* usw. Wenn aber diese letzteren für sich allein an geeigneter Stelle einmal einen kleinen Bestand bilden — und das scheint nach GANONGs ausführlicher Schilderung (S. 363) z. B. besonders mit *Spartina juncea* Willd., dem „Fox grass“, so der Fall zu sein, welches für sich mattenbildend in Depressionen nächst den Deichen oder aber mit den anderen Arten des *Staticetums* gemischt in der hohen Salzmarsch wächst — dann sind dies die Aggregationen der **E-Ass.** von nicht wesentlicher Bedeutung: gerade wie an unseren deutschen Teichufern die Rohrkolben *Typha latifolia* und *angustifolia* unter sich und mit *Acorus*, *Scirpus lacustris* und *Glyceria aquatica* in etwa gleicher Wassertiefe abwechseln ohne besonders erkennbare andere Ursachen als die der ersten Anwesenheit an Ort und Stelle, während *Scirpus palustris* und *uniglumis* selbstverständlich eine ganz andere **E-Ass.** mit Bewurzelung und Halmentwicklung unter viel flacherem Wasser bilden. Auch die Arten eines kleinsten unterschiedenen ökologischen Vereins haben Raum zur Entfaltung ihrer Artzusammensetzung nötig; weder finden sich alle an einer und derselben Stelle ständig beisammen, noch kann die führende Art der **E-Ass.** deshalb allgegenwärtig sein: es muß vielmehr der Umsicht und dem Takt des ökologischen Floristen überlassen bleiben, die Gruppen nach sorgfältiger Untersuchung abzugrenzen und man muß seinen Unterscheidungen zunächst Vertrauen entgegenbringen und folgen.

Das hier ausführlicher behandelte Beispiel ist auch einer Verallgemeinerung auf die Verwendung des Begriffes der **E-Ass.** fähig, zu der schon i. J. 1892 in MAC MILLANs großem Florenwerk von Minnesota und 1896 in einer besonderen kleinen Abhandlung aus dem gleichen Gebiet (**11**) die Anregung gegeben worden ist. Er zeigte nämlich in vortrefflicher Weise, die dann später durch H. CH. COWLES in seiner viel bekannter gewordenen Abhandlung über die Sanddünen des Michigan-Sees (**12**) nach der formationsgenetischen Seite hin erweitert wurde, wie sich verschiedene Bestandestypen und Artengruppen bei der

Verlandung kleiner Seen zu Mooren, oder umgekehrt bei dem Andringen solcher Moore gegen ein inmitten eines Sees gelegenes Felsblockriff aus glazialer Zeit, nach zonalen Gesetzen anordnen. Es ließen sich in diesem Falle 5 Hauptzonen unterscheiden: 1. Riffe mit *Pinus divaricata*, 2. Bestände von *Larix laricina (pendula)*, 3. solche von *Picea Mariana*, 4. Moorzone von *Ledum* und *Eriophorum*, und 5. *Sphagnum* und *Utricularia* im Wasser. Auch diese fünf unterschiedenen „Zonen" bilden, wie man sieht, nicht gleichwertige Assoziationen, da sie zu verschiedenen Formationen, Formationstypen und Vegetationstypen gehören. Sie gliedern sich aber in sich noch weiter durch Hinzutreten von Sträuchern *(Alnus incana, Salix, Kalmia, Andromeda)*, Kriechstauden *(Cornus canadensis)*, *Sarracenia*, Cariceten, und geben demnach nach der Abscheidung der Bestandestypen erster Ordnung Veranlassung zu einer Aufstellung einer Reihe von Bestandeselementen (**E-Ass.**) wichtiger Art, insofern man dieselben an anderen Stellen ebenso und oft in viel weiterer Ausdehnung wiederfinden wird. — MAC MILLAN leitete daraus die Regel ab, daß allgemein bei radialer Symmetrie in der topographischen Grundlage die Pflanzenpopulation darauf in zonaler Anordnung reagiert, daß aber bei fehlender oder nicht deutlich ausgesprochener radialer Symmetrie die Arten sich nach dem azonalen Typus rangieren (**11**, S. 507).

Durch diese Ausführungen möchte erst einmal nach ganz bestimmten Richtungen hin erläutert sein, welche Rolle in der Formationslehre die Bestandeselemente in meinem Sinne auszufüllen haben und wie sie sich den größeren ökologischen Vereinen mit einem besonderen Charakter einordnen sollen.

C. Die Frequenzverhältnisse. Dabei läßt es sich nicht vermeiden, auch kurz auf die Bedeutung der Frequenz der „Charakterarten", überhaupt auf die Zählungen in den Bestandestypen einzugehen, um so mehr als ich mich da in einem gewissen Widerspruch sowohl mit BROCKMANN-JEROSCH (**13**), als auch mit den vortrefflichen und mir sehr beachtlich erscheinenden Ausführungen W. WANGERINs (**9**) befinde. WANGERIN hat seine Ausführungen an kartographisch-floristische Aufnahmen angeknüpft und sich dabei in das ganze Schwergewicht der mühevollen Einzelunterscheidungen hineinarbeiten müssen. Nie späht man schärfer auf Hauptcharakter und Übergänge der Assoziationen in ihren letzten Ausstrahlungen, als wenn man deren Orte auf Karten einträgt, wozu allerdings hinsichtlich der **E-Ass.** ein Maßstab von 1 : 25000 in der Regel nicht ausreicht.

GRADMANN beleuchtet die Rangabstufungen der Einzelarten einer Formation nach Masse, Konstanz innerhalb der Formation, und für „Leitpflanzen" Formationsstetigkeit mit Ausschluß anderer Forma-

tionen. Einer Festsetzung von BROCKMANN-JEROSCH (13, S. 244—247) folgend, wonach Arten dann als „konstant" angesehen werden sollen, wenn sie in mindestens der Hälfte aller aufgenommenen Einzelbestände vorkommen, hat dann WANGERIN (9, S. 182) die Dichtigkeit der „Leitpflanzen" auf ein bestimmteres Maß nach Verbreitung und Dichtigkeit des Auftretens festgesetzt, um einer ausgesprochenen „Faciesbildung" gerecht werden zu können, oder, wenn eine einzige stärker tonangebende Art nicht vorhanden wäre, soll unabhängig von der Dichtigkeit ihres Auftretens dann von einer besonderen „Facies" gesprochen werden dürfen, wenn mindestens 25% der konstanten Arten pflanzengeographische Leitpflanzen eines der Vergleichsgebiete sind usw.

Ich vermag eine derartige Zählung, über deren Ziffernansatz ja die größeste Meinungsverschiedenheit erlaubt sein würde, nicht für wertvoll anzuerkennen und habe sie nie ausgeübt. Gerade bei den Bestandeselementen kommt es, wie unten gezeigt werden wird, auf das Vorkommen der konstanten Charakterarten und formationsstetigen Leitpflanzen schlechthin an, um eine bestimmte **E-Ass.**, vielleicht eingemischt und aufgelöst in eine andere vorherrschende Assoziation, noch nachzuweisen. Wenn z. B. in den sonnigen Hügelformationen Mitteldeutschlands auf Kalk die wichtigen Leitpflanzen *Sesleria coerulea* und *Bupleurum falcatum*, *Adonis*, *Anemone silvestris* auftreten, so hat dieses Auftreten unabhängig von deren Dichtigkeit und Standortszahl (so beim Vergleich der Xerophytenformationen von Schlesien, Sachsen, Thüringen und Franken) immer einen absoluten Wert und soll dementsprechend vermerkt werden; es steigt oder sinkt nur je nachdem der Umfang auf der Formationskarte oder deren farbige Signatur, die vielleicht je nach dem gewählten Maßstabe einer schwach eingesprengten und artenarmen besonderen **E-Ass.** keinen Raum bietet. Die Bewertung der seltenen Standorte und floristischen Merkwürdigkeiten, früher hauptsächliches Ziel, soll auch wo möglich in der Formationskartographie nicht durch den geringen Prozentteil im Gesamtbestande untergehen, und dazu sollen die kleinsten Einheiten der **E-Ass.** verhelfen. So z. B. wenn bei Boczany im galizischen Serethgebiet in niederer Höhe am Nordhange einer feuchten Waldschlucht inmitten einer wesentlich pontischen Flora zwischen anderen Stauden *Anemone narcissiflora* auftritt und dort von den rumänisch-siebenbürgischen Waldkarpathen her einen Vorposten*) von nicht geringem florenentwicklungsgeschichtlichen Interesse aufweist.

D. Die Facies. Dieser Begriff ist jüngst am meisten in seiner Anwendung umstritten, und ich selbst habe ihn vor der grundsätzlich neu

*) Festgestellt im Feldzuge des Sommers 1917 von Ltn. d. R. FRITZ SEIFERT, Dresden. Herbarium des botan. Inst. Techn. Hochschule.

geregelten Scheidung von Formation und Assoziation anders anwenden müssen als jetzt. Auch WANGERIN (**9**, S. 179) beklagt den verschiedenartigen Gebrauch in der früheren Literatur. DU RIETZ (**15**, S. 55, 68), der sich im wesentlichen an die von SAMUELSSON 1916 angewendete Terminologie hält, definiert im deutschen Auszuge der schwedischen Zeitschrift Facies als jede Unterabteilung einer Assoziation, unabhängig von den die Verschiedenheiten bedingenden Ursachen. WARMING und GRAEBNER 1915 (**5**, S. 354) wollen den Ausdruck auf fleckenweise oder gürtelförmig verteilte kleinere Standorts-Verschiedenheiten innerhalb der Assoziationen und Varietäten von solchen angewendet sehen, so klein, daß sie nicht den Gesamtcharakter der Assoziation ändern können, also z. T. in dem Sinne meiner „Aggregationen". Als etwas so Unwesentliches ist aber der Ausdruck sonst nie verwendet worden, und es drehte sich nur darum, ob man bei Facies an Formationsteile von mehr physiognomisch-ökologischem, oder aber von hauptsächlich floristischem Charakter denken sollte. In Anlehnung auch an den englischen Gebrauch, unter Facies *„the general aspect or appearence"* hervorzukehren, habe ich mich dafür entschieden (**2**, Isis 1915, S. 90), Facies nicht mehr als eine beliebige Gradabstufung von Haupt-Assoziationen anzuwenden, sondern als Ausdruck für den den Formationen und Assoziationen durch ihr Florenreich, -Gebiet, -Bezirk und -Gau aufgestempelten spezifischen Charakter, welcher tatsächlich den Generalaspekt reguliert. So darf man also von den Formationen selbst an bis herab zu der Elementar-Assoziation von solchen Facies reden, z. B. Waldformationen der mitteleuropäischen Facies, Hochmoore der südbaltischen Facies, xerophytische Chamäphyten-Assoziationen der pontischen, böhmisch-mährischen, fränkischen usw. Facies, Erzgebirgs-Facies der **E-Ass.** vom *Nardetum subalpinum*, wobei im letzteren Falle der Gehalt an *Homogyne*, *Gymnadenia albida*, *Trientalis* u. a. A. durch Hinweis auf den floristischen Charakter sehr kurz angedeutet wird. Nach dieser Begriffsumformung entfällt also das Wort „Facies" für solche ökologische kleine Vereine, wie sie A. SCHADE (**16**, S. 125—137) für die Moose und Flechten an den Felswänden des Elbsandsteins nach Feuchtigkeit und Lichtgenuß geschieden aufführt; diese Unterscheidungen sind jetzt vielmehr solche von Elementar-Assoziationen, ihr Faciescharakter würde die herzynische Flora betreffen.

E. Die Bedeutung des Standortes. Es ist nun noch einmal auf die eingangs als bedeutsam hingestellte Standortsfrage zurückzukommen. Ist, wenn wir sie in dem Sinne von THORE FRIES entscheiden, damit etwa das ganze vortreffliche Kap. 37 von WARMING und GRAEBNER (**5**, S. 306—321) seiner Anwendbarkeit beraubt? Gewiß nicht! Es wird

sich nur um eine Umprägung oder Umstellung folgenden Leitsatzes handeln (S. 306):

„Eine Vegetations-Formation ist der gegenwärtige Ausdruck bestimmter Lebensbedingungen. Sie besteht aus Assoziationen, welche in ihrer floristischen Zusammensetzung verschieden sind, aber in erster Linie in den Standortsbedingungen, in zweiter in ihren Lebensformen übereinstimmen".

Gewiß existieren nun ganze große Vegetationstypen ersten Ranges, welche die Beschaffenheit des Standortes als causa efficiens zur Schau tragen und deshalb diesen im Namen führen. Die Hydrophyten- und Halophyten-Vereine im Wasser, bez. im Salzwasser, haben ein anderes Medium zum Standort, die xerophytischen Wüsten- und Wüstensteppen-Gemeinschaften besitzen Standorte, welche abseits von den Binnengewässern durch das aride Klima eine gemeinsam die sonstigen Bodenverschiedenheiten nivellierende Trocknis besitzen, die der Physiognomie wie Ökologie aller Lebensformen einen gemeinsamen Stempel aufdrückt. Aber schon an den Grenzen der Gewässer, an den Ausläufern der Wüstensteppen in Grassteppen, Buschsteppen oder bunter zusammengesetzten, sogar Wäldchen führenden Landschaften dreht sich für den aufnehmenden Pflanzengeographen die Sache um; er beurteilt die Eigenschaften des Bodens nach der ökologischen Physiognomie floristischer Vereine, welche ihm als untrügliches Zeichen für vielleicht verborgenen Wasserreichtum dienen. Und so ist man gezwungen, wie auch schon R. GRADMANN (7, S. 95) bemerkt, wenn man nicht mit den Merkmalskategorien wechseln will, die floristische Methode auch hier durchzuführen. Ja dieselbe muß auch bei den verschiedenen Assoziationen innerhalb der Hydrophyten-Vereine angewendet werden, wie sich z. B. bei den Unterscheidungen der elitoralen und sublitoralen Algenformationen KJELLMANs gegenüber denen des obersten Horizonts zeigt. Die floristische Aufnahme also geht voran und ermittelt im Zusammenwirken von physiognomischer Lebensform und Standortsökologie als Anpassung an die Bedingungen zugleich den Umfang wie die innere Gliederung der Formationen und Assoziationen in der zugehörigen Faciesausprägung, entwirrt dabei also auch als letzte effektive Grundlage die Elementar-Assoziationen.

Dabei ist natürlich die Bedeutung des Standortes an sich, besonders aber im Zusammenhange mit dem ortsgemäßen Klima, nicht verkannt, nicht eingeschränkt. Aber gerade dieser Zusammenhang von Klima und Boden ist der oft erst zu suchende Schlüssel, der die reinen Standortsqualitäten etwa im Sinne von E. RAMANNs neuestem Buch (17) noch nicht eo ipso zur Einteilung der Formationen zu benutzen gestattet. Wenn z. B. TH. FRIES anführt (6, S. 48) — und er führt

solche Beispiele gerade gegen das von EU. WARMING ausgeübte Verfahren an, seiner Einteilung nach Standort und Physiognomie zwei nicht parallele Prinzipien zugrunde gelegt zu haben —, daß in Tornea-Lappmark flechtenreiche Busch- und Zwergstrauch-Assoziationen nahezu auf reinem Sande der alpinen Region auftreten*), während sie auf den Mooren die letzte Stufe der direkten Entwicklung bilden, daß wir es also hier mit fast identisch gleichen Assoziationen zu tun haben, von denen ein Teil den Assoziationen der Psammophyten, ein anderer dagegen den Oxylophyten WARMINGs einzuordnen wäre, so kann man daraus doch als klimatischer Ökologe nur den Rückschluß machen, daß Sandboden im lappländischen kurzen Sommer mit niederer Sonne und ausdauernder Durchfeuchtung so verschieden von dem Sande turkestanischer Wüsten ist, daß beide Sandböden nicht in eine Standortsklasse gerechnet werden dürfen. Die Bodenklassen bedürfen also oft einer Korrektur, die die Vegetation selbst am besten anzeigt!

Das haben auch diejenigen, welche wie die Mitglieder der Kommission zur pflanzengeographischen Durchforschung der britischen Flora dem Boden ein entscheidendes Gewicht für die Formationsgruppierung zuteilen, sehr wohl eingesehen und sie benutzen auch, wie besonders C. B. CRAMPTON in Edinburg, dieses Prinzip zu einer genetischen Grundlage der Formationen im Anschluß an geologische Erosion und andere Bodenumformungen. Vergleiche dessen Pflanzenformationen von Caithness (**18**), S. 22. Anderseits aber erscheint bei diesem Autor auch die Wirkung der Bodenklassen — da der grundlegende edaphische Faktor naturgemäß einer ganz besonderen Durcharbeitung für seine spätere Verwendung in der Unterscheidung von stabilen und stetig wandernden Formationen bedurfte — schon viel mehr physiographisch geklärt, wofür ich das Kapitel: „Die Beziehung der Böden zu Klima und Physiographie“ aus einer anderen Abhandlung CRAMPTONs zum Beleg nehme (**19**, S. 14—28). Dies alles aber wird hier angeführt, um nicht unter dem Eindruck der grundlegenden floristischen Aufnahme für den Gewinn der Assoziationen, und natürlich erst recht so der **E-Ass.**, die Bedeutung des Standorts zu gering erscheinen zu lassen. Im Gegenteil: die Physiognomie der auf floristische Aufnahmen gegründeten ökologi-

*) Es mag sich dabei besonders um die S. 66 in Wort und Bild geschilderte flechtenreiche *Empetrum*-Ass. handeln, charakteristisch für große Teile der Regio alpina. Genannt werden darin als Niedergesträuche außer *Empetrum* selbst noch *Betula nana, Vacc. uliginosum* und *Vitis idaea, Arctostaphylos alpina,* von Lichenen *Cladonia rangiferina* und *uncialis, Cetraria cucullata* und *nivalis, Sphaerophoron coralloides* und auch *Thamnolia vermicularis.* — Auf verwittertem, nahrungsreicherem Moränengries mit etwas größerem Feuchtigkeitsgrade ist an Stelle der *Empetrum*-E-Ass. eine flechtenreiche *Phyllodoce coerulea*-E-Ass. häufiger.

schen Vereine ist ja der adäquate Ausdruck von Klima und Boden an Ort und Stelle, und da die Insolation, freie oder abgeschlossene Lage des Standortes zusammen mit der geognostischen Natur des Substrats, das Klima des letzteren immer zu einem anderen als dem der Stämme und Zweige in der sie umspülenden Atmosphäre machen, so wirkt das Klima durch den Boden hindurch noch erst recht ein verstärktes Mal. Und vielleicht ist man beim Studium der **E-Ass.**, der Bestandeselemente in ihrer später noch zu kennzeichnenden Analyse, am ersten imstande, die Grundzüge einer Kausalität des Standorts für bestimmte kleine Formationsglieder zu erforschen. — Im übrigen sei auf den Abschnitt 2 über Bodenwirkung und Standortsverteilung in „Ökologie“ (**1**, S. 191 bis 205) verwiesen.

F. Übertragung höherer, physiognomisch umschriebener Systemgruppen in die Charakterisierung der Formationen. Es ist in der Abhandlung W. WANGERINS (**9**, S. 175) die Frage aufgeworfen worden, ob bei der Unterordnung der Assoziationen mit ihren Artenlisten unter die physiognomisch zusammenzufassenden Formationen diese letzteren nicht geradezu wie losgelöst erscheinen würden von der floristischen Zusammensetzung, also gewissermaßen ohne innere Verbindung mit jenen. Es mag daher hier nur kurz auf die Abstufung von Formationsklassen zum Formationstypus und der Formation selbst (s. oben, S. 49) hingewiesen werden, die eine Brücke bilden soll, und auf den früher schon in der „Ökologie“ 1913 (**1.**, S. 6—8, S. 18—22) ausgesprochenen Grundsatz, daß auch die nach jener Methode gebildeten physiognomischen Gruppen starke Beziehungen zum natürlichen System in sich tragen sollen, indem erstere ökologisch gleichwertige Glieder von systematischen Gruppen nach Möglichkeit zusammenfassen. Aus einer Assoziation z. B. bestimmter Nadelholz- und Laubholz-Arten kann man also zu *Pinus-*, *Abies-*, *Fagus-*, *Quercus*-Formationen weiteren Umfanges vorschreiten, im Formationstypus können sehr wohl die Coniferen, Fagaceen usw. auftreten an Stelle einer weitläuftigen, und dazu oft schwer verständlichen, physiognomisch-ökologischen Umschreibung. Wo aber nicht solche führenden Gattungen und Familien dafür vorhanden sind, da hat dann allerdings die physiognomische Lebensform selbst in die Charakteristik der Formationen einzutreten, in denen so oft die eine Form eine andere aus ganz verschiedenem Systemkreis vertritt, zuweilen in der Vegetation fast bis zum Verwechseln ähnlich (z. B. einige *Sempervivum* der Canaren und runde, kleinblättrige Rosetten bildende *Aloë* aus Südafrika — in diesem Falle gleiche Lebensform-Repräsentanten von Dikotylen und Monokotylen). Die Unterscheidung der 12 Vegetationstypen als oberster Gruppen, welche auch die Waldformationen der ganzen Erde nach vier Gruppen scheiden, hat die herrschenden physiognomi-

schen Lebensformen in jeder so verteilt, um bis in die Einzelformationen und Assoziationen hinein den Hauptcharakter des Vegetationstypus in seinen einzelnen Ausprägungen zu wiederholen; diese letzteren aber bestehen aus den Anpassungsformen sehr verschiedener Florenreichs-Elemente.

Und diese einzelnen Ausprägungen beginnen auf unterster Stufe in der Zusammensetzung einzelner Elementar-Assoziationen, der Leitpflanzen der größeren Formationen in repräsentativen Arten und Lebensformen verschiedener floristischer Facies. Dies erhellt anschaulich aus einem beliebig herausgegriffenen Beispiel der Dünenformationen, die eine besondere Formationsklasse des XI. Vegetationstypus bilden, ausgezeichnet durch beweglichen Sand („Psammophyten") als Standort und daher in ihren Vegetationsformen denen der heißen Wüsten auf Sandboden sich nähernd, von denen die meisten aber klimatisch weit abstehen.

In seiner vielgelesenen Studie über die Dünenflora des Lake Michigan hat COWLES (**12**, S. 386) auch der Vergleiche anderer Dünenfloren gedacht, besonders der von WARMING seit geraumer Zeit schon trefflich geschilderten und jüngst in großer Monographie (**20**) ausführlich dargestellten dänischen Küstenformationen, deren Studium in den zahlreichen Abbildungen allein schon eine Musterkarte für verschiedene **E-Ass.** ergibt. COWLES stellt in seinem Vergleich eine große Ähnlichkeit beider fest, obwohl sie zwei verschiedenen Kontinenten angehören und am Michigansee die Halophytenvegetation fehlt. Dasselbe läßt sich aber auch von den von MASSART ausführlich behandelten flämischen Küstenformationen und von entsprechenden Sandformationen der englischen Küste sagen, die mir aus eigenem Augenschein bekannt sind.

„Die „Ähnlichkeit", sagt COWLES, ist bemerkenswert. Dieselben Gattungen und oft dieselbe Art kehren in den beiden Florengebieten wieder (Beispiele). Wo die Gattungen nicht gemeinsam oder wenigstens nahe verwandt sind, da findet man in beiden Florengebieten Pflanzen von gleicher Vegetationsform. So kommt eine überraschende Ähnlichkeit an beiden Stellen heraus, und das trotz der Bedingungen von ozeanischem Charakter in Dänemark. . . . Die Lebensbedingungen scheinen im wesentlichen die gleichen auf allen Dünen, ob ozeanisch oder nicht."

Dasselbe Urteil ergibt sich dann weiter aus einem Vergleich der Dünenschilderungen in A. F. W. SCHIMPERs Pflanzengeographie (**21**, S. 195 flgd., 686 flgd. mit Abb.). Naturgemäß tritt die Verschiedenheit des Artengemisches entsprechend der Facies hervor, *Ephedra*, *Echinophora* an der Mediterranküste, *Eryngium* in Mitteleuropa; aber selbst der an den Küsten des Indischen Ozeans auf den äußersten Dünen gesellige *Spinifex squarrosus*, und wiederum der die Dünen von Neu-

seeland besiedelnde *Desmoschoenus spiralis* (21., S. 197, Abb. 97) erscheint in Besiedelungsform und ökologischer Besiedelungstätigkeit durch weithin im Sande kriechende und Blätterbüschel aus dem Sande an die Oberfläche entsendende federkiel- bis fingerdicke Stolonen ohne weiteres vergleichbar den *Psamma*-, *Elymus*-, *Agropyrum*-Arten der mitteldeutschen Flora, denen dann anderseits oberirdisch kriechende, den Sand mit einem Maschennetz überdeckende tropische Stauden wie *Ipomoea pes caprae* und *Remirea maritima* als andere Vegetationsform sich anschließen. So bilden sich gleiche Formationen in entlegenen Ländern aus analogen Assoziationen und Elementar-Assoziationen. Floristische Namensträger der letzteren sieht man hier in einer Reihe von Beispielen auftreten.

Wenn nun in den vorhergehend besprochenen Einzelpunkten immerfort vom Wert der physiognomischen Lebensformen für das ganze Gebiet der Formationslehre als grundbestimmender Eigenschaft des Landschaftscharakters nach der Erscheinung pflanzlicher Besiedelung die Rede gewesen ist, so möchte daran erinnert werden, daß diese Besiedelungsweise zugleich den Grundcharakter ökologischer Forschung bildet und also von dem früheren überwundenen Wesen der Physiognomik an Stelle der botanisch-physiologischen und morphologischen Momente frei gehalten werden muß. Das ist ja die Tendenz des großen, in der Ökologie (**1**) diesem Gegenstande gewidmeten Kapitels, dessen Einteilung nach Lebensformen oft genug zur Trennung der Formationstypen und Formationsklassen wird benutzt werden müssen. — In einer Reihe von Abhandlungen, deren jüngste noch unten (27, 28) angeführt werden sollen, hat RAUNKIAER gewisse Zusammenziehungen von Vegetationsformen auf die Höhe der Gewächse und ihren Knospenschutz gegründet, welche auch ich als Zusammenziehungen zu gewissem, Übersichten erleichternden Zwecke gern annehme und für nützlich halte, ohne jedoch dadurch meine in der Ökologie 1913 aufgestellten strengeren Forderungen für durchbrochen zu erklären. Und auch darauf dürfte aufmerksam zu machen sein, daß — abgesehen von der Einführung mancher neuer und eigentlich nicht notwendig erscheinender Benennungen bei RAUNKIAER — doch wohl das als richtig gelten muß, daß noch wichtiger als die Lage der die schlechte Jahreszeit überdauernden Ruheknospe erscheint, ob überhaupt das Klima eine solche Ruheknospe fordert. Denn Lebensformen wie die Palmen und *Pandanus* usw. besitzen keine. Erst sekundär wird dann die Frage nach Sommerlaub oder immergrüner Belaubung von Bedeutung; denn mit letzterem kann, wie z. B. auch bei der Mehrzahl epiphytischer *Orchidaceae*, die Anlage einer mit strenger Periodizität verbundenen ruhenden Verjüngungsknospe sehr gut verbunden sein.

Jetzt gilt es, die Rolle der Elementar-Assoziationen selbst schärfer zu erfassen. Dieselben enthalten „Elemente" der Bestandestypen, und diese Elemente sollen sich zu der gesamten Assoziation etwa so verhalten wie die „Florenelemente" bei der floristisch-entwicklungsgeschichtlichen Analyse zu den Ausgangspunkten der Wanderung oder den Zentren der Verbreitung. Eine einem bestimmten Florenelement zugerechnete Spezies kann natürlicherweise auch jedesmal einem bestimmten Bestandestypus als Element einverleibt werden und zeigt dann, aus dem Zusammenhange der übrigen losgelöst, neben ihrer pflanzengeographischen Zugehörigkeit auch einen ökologisch bestimmten Bestandestypus an, sofern sie nicht eurytopisch indifferent sich verhalten sollte. Findet man also beispielsweise in den Gebirgshochmooren des Böhmer Waldes innig vereint *Betula nana* im Schatten von *Pinus montana *uliginosa*, so hat man vor sich chorologisch einerseits ein arktisch-boreales und anderseits ein mitteleuropäisches Gebirgs- (alpigenes*) Element, beide ökologisch zum Mooshochmoor gehörig. So wenigstens bei uns, wo allein sich beide Arten vergesellschaftet finden, während die Zwergbirke in der Arktis von den nassen Mooren weg auf die Gratformationen übersiedelt. Die Zuteilung zu bestimmten **E-Ass.** ist also relativ und kann mit der Facies wechseln; noch mehr können ihre Frequenz und Abundanz wechseln: eine in einem Bestande dominierende Charakterpflanze kann an anderer Stelle spärlich beigemischte Leitpflanze sein.

Durch diese, so zu sagen freiheitlichere Stellung der Einzelart, welche gleichwohl im Rahmen eines bestimmten Florengebietes, für welches allein zunächst die unterschiedenen Formationen, Assoziationen und Facies gültig sind, doch ihren Bestandestypus nicht verleugnen soll, wird nun die Möglichkeit gegeben in einer der Natur entsprechenden Weise der zahlreichen Mischungen und Verbindungen von Assoziationen oder gar Formationstypen Herr zu werden, die dadurch gegebenen Fragen prinzipiell zu lösen und, wenn nötig, darnach topographische Formationskarten in Übergangsandeutungen oder durch Beigabe besonderer Signaturen auszufüllen.

Es muß bemerkt werden, daß nicht etwa der erste Zweck der Einführung von Elementar-Assoziationen der sein soll, durch Heruntergehen auf eine noch niederere Einheit die Kleinarbeit in der Bestandesanalyse noch zu vermehren, die Zahl der unterschiedenen Pflanzengemeinschaften noch zu vergrößern, sondern im Gegenteil durch Zurückgreifen auf schon herausgearbeitete Gruppen — nämlich die Bestandestypen mit edaphi-

---

*) Über den Ausdruck „alpigen" vergl. J. BRAUN-BLANQUET in Jahrg. 62 (1917) d. Vierteljahrsschrift d. Naturf.-Gesellsch. in Zürich, S. 279.

schen Nebentypen — einer weiteren Zersplitterung und Häufung verschiedener Bezeichnungen und Farbsignaturen vorzubeugen. Sagen wir es ganz offen: eine bis in das kleinste gehende Beschreibung der ökologischen Vereine und ihrer Standortseigenschaften wirkt höchst ermüdend, um so mehr je weniger der Leser in der geschilderten Gegend zu Hause ist, während im Gegenteil eine kurze Sprache mit irgendwie einheitlich durchgeführter und nicht zu weit zersplitternder Einteilung anschaulich wirkt und zu eigenen Vergleichen anregt, zumal wenn in solchen Abhandlungen auch physiognomische Abbildungen den Text ergänzend hinzukommen.

Die Behandlung der Übergänge und Verbindungen von Formationen und Bestandestypen in der heutigen Literatur ist ungenügend und entspricht nicht der Bedeutung, die ihre unendliche Mannigfaltigkeit in der Natur an wirklich besiedeltem Raum besitzt. Übergänge im Grenzbereich zweier verschiedener Bestände sind selbstverständlich und bieten sich jedem Beschauer leicht erklärlich. Aber es entsteht die andere Frage, ob wir alle die nicht von dem Aufstellungsschema einer gut gegliederten Formationseinteilung mit getroffenen Bestände (oft von nicht geringer Ausdehnung) als Übergänge und Verbindungen deuten können, und wie wir solche Flächen bezeichnen sollen.

Die Urteile der verschiedenen Formationsbearbeiter lauten über die Bedeutung der Übergänge verschieden und manche wollen dieselben für die wissenschaftliche Praxis einschränken. So BRAUN und FURRER (22, S. 7): „Die Kombinationen sind unzählig, und der Phytogeograph kann sich damit begnügen die auffallendsten dieser *associations mixtes* zu beschreiben, solche die eine mehr oder weniger weite Fläche decken. Verlieren wir nicht aus dem Auge, daß der erste Zweck des Gruppenstudiums nicht ist das Inventar jedes Erdstückchens aufzustellen, sondern die Suche nach einer Einheit, vergleichbar der Spezies, die den Arbeiten in vergleichender Geobotanik zur Unterlage dienen kann, und ebenso den Forschungen auf dem Gebiete der Synökologie". — Auch ich habe schon betont, wie gefährlich für unsere Literatur es sei, wenn wir durch Zersplitterungsanalyse auf endlose Aufzählungen mit wenig voneinander abweichenden markanten Zügen zukommen würden; aber es bleiben die Bedürfnisse der topographisch-physiognomischen Kartographie als absolute Forderungen bestehen und viel wichtiger noch erscheinen die Fragen nach prinzipiellen Gründen für die Auflösung gegebener Bestände und ihre Mischung zu neuen Einheiten.

So urteilt denn auch WANGERIN (9, S. 176) nach den Erfahrungen der Kartographie anders: „Trotz der präzisen Klarheit der gegebenen Definitionen können sich im Einzelfalle bezüglich der Abgrenzung und Gliederung sowohl der Bestandestypen wie ihrer Zusammenfassung zu For-

mationen manche Zweifel erheben; nicht jeder von Vegetation bedeckte Fleck Erde deckt sich mit jenen durch Abstraktion gewonnenen Begriffen. Übergangsbildungen, die bisweilen zahlreicher sein können als die „reinen Typen", erschweren die Beurteilung nicht selten in starkem Maße, und es verbleibt daher der subjektiven Auffassung des Beobachters immer ein nicht unbeträchtlicher Einfluß".

G. v. BECK hat in einem bereits i. J. 1902 gehaltenen Vortrage (**23**.) auch von der Schwierigkeit der Übergänge gesprochen, steht aber allerdings dabei auf dem Standpunkte der Annahme kleiner Formationen, wie sie von dem verstorbenen skandinavischen Forscher R. HULT 1881 als „Versuch zu einer analytischen Behandlung der Vegetationsformationen" in den Mitteilungen von Helsingfors veröffentlicht waren.

Diese Einteilung läßt sich jetzt nach der viel gründlicher und methodischer ausgeführten Bearbeitung eines ähnlichen Territoriums durch TH. FRIES (**6**) viel sicherer beurteilen und ergibt, daß wahrscheinlich die Mehrzahl der 45 kleinen Einheiten sich auf Elementar-Assoziationen zurückführen lassen werde. BECK hat deren Aufstellung bereits damals, wo man unter Formationen allerdings ganz allgemein die pflanzengeographisch großzügigen Bestände zusammenzufassen pflegte, gutgeheißen mit der Begründung, „daß in dem Falle, als für das Auftreten dieser Einzelbestände bestimmte, wenn auch geringe Änderungen in den lokalen topographischen Verhältnissen vorhanden sind, mit Recht von einer Pflanzenformation gesprochen werden kann, da den Lebensbedingungen gemäß ein natürlicher Abschluß vorhanden ist." Diesem Abschluß habe ich selbst stets ein sehr großes Gewicht beigelegt, wenngleich dieser „Abschluß" naturgemäß nur für den erreichten klimatisch-edaphischen Zustand einer unbestimmt lange andauernden Periode gelten kann, weil für wechselnde Möglichkeiten die dynamische Formationslehre mit ihren wandernden Beständen den statischen Gesichtspunkt zurückdrängt.

So faßt denn BECK sein Urteil dahin zusammen: „Man kann sicher behaupten, daß alle Formationen scharf voneinander geschieden sind. Übergänge herrschen nur dort, wo die Lebensbedingungen schwanken. Auch die verschiedenen Entwicklungsstadien der Formationen verwischen die Formationsgrenzen, doch sind dieselben kenntlich. . . . Es ist demnach eine scharfe Gliederung der Formationen überall möglich, dieselbe bedingt aber vor allem eine genaue Kenntnis der an jeder Lokalität obwaltenden klimatischen und topographischen Verhältnisse." Was also BECK hier als sein Urteil anführt, setzt voraus und spricht wesentlich für die Operation mit den Bestandeselementen (**E-Ass.**), welche in ihren Mischungen und Verbindungen unter sich und in andere Bestandestypen allein schon die vielseitigsten Übergänge leisten und auf ihre ökologischen Bedingungen zurückzuführen sind.

Ich unterscheide (Isis 1915, S. 93—94) außer den in sich selbst zu erklärenden Übergangsbeständen im Grenzgebiet zweier Bestandestypen oder ihrer edaphischen Nebentypen zwischen miteinander verbundenen Assoziationen (z. B. Kiefernwald mit Heide), und den aus verschiedenen Assoziationen gemischten Typen, die ganz unregelmäßig gefeldert, schachbrettartig zusammengelegt erscheinen, indem jede von ihnen eine Besonderheit der allgemeinen Bodenbeschaffenheit im Besiedelungskampfe um den Raum zu ihrer, eine gewisse Stabilität verbürgenden und abschließenden Existenzerhaltung macht.

Nehmen wir den Fall der edaphisch gefelderten Mischung zu einem einfachen Beispiel*). Es sei da ein mitteldeutscher felsiger Granithang mit steilen Klippen, dessen Schotterfelder in geneigten Hängen zu einem unten sie umgürtenden Walde abfallen. Die topographische Kartographie würde (bei genügend großem Maßstabe) angeben: Xerophile Felsschotterformation und Wald von bestimmtem Bestandestypus. Ist aber zunächst die erstere eines einheitlichen Typus fähig? Entschieden nicht! Denn wenn auch die unverwitterten Felsen (siehe Freie Vereinigung 1907, S. 29 u. 30, Fig. 2 u. 3; Bosel) in noch so inniger Berührung mit den sie einschließenden beweglichen Schottern stehen, so geht ihre Charakterbesiedelung, z. B. *Asplenium*-Arten und *Lactuca perennis*, nie auf sie über, geschweige denn Moospolster wie *Grimmia* und Lichenen. Das Umgekehrte gilt gerade so und die kleinen Exemplare des *Quercus sessiliflora* (Fig. 2) nützen Ruhepunkte des Schotters am Rande der Felsen aus, um dort ihre Wurzeln in feuchteres Erdreich zu senken, über dessen Oberfläche sie schirmend ihre untersten Zweige ausbreiten und in deren gegen zu starke Sonnenstrahlung schützendem Schatten hübsche Gruppen von *Polygonatum officinale* ihre im Boden horizontal fortwandernden Rhizome üppig entwickeln. Anderseits senken *Anthericum Liliago*, *Peucedanum Cervaria*, *Pulsatilla pratensis* ihre senkrecht spannen- und fußlang in den losen Boden eindringenden Wurzelstöcke zwischen Fels und Eichengebüsch in die Schotterfelder und *Carex humilis* bildet gleich Hexenringen huf- oder kreisförmige feste, den losen Gesteinsgrus um sich herum anhäufende Rasenpolster. Wir haben also drei ökologisch getrennte kleinste Bestände: **E-Ass.** von bestimmter Facies mit den durch diese gegebenen Leitpflanzen. Die „Formation“ ist also hier eine topographisch, oder sagen wir mit

---

*) In dem Vortrage am 8. August 1917 erläuterte ich meine hier gedruckt vorliegenden und damals nur im kürzesten Auszuge besprochenen Grundsätze an einer Reihe von Lichtbildern aus den Formationen, welche auch hier hauptsächlich als Beispiele Verwendung finden. An Stelle der Bilder verweise ich hier auf in den früheren Berichten unserer Vereinigung vorliegende Tafeln, geordnet nach Beiblättern und Jahrgang.

COWLES (12, 25) cyklisch verknüpfte Dreiheit von **E-Ass.**, welche ihrerseits Bruchstücke größerer, sehr umfangreicher Assoziationen darstellen.

Das muß sich in ähnlicher Weise über die ganze sommerwarme Vegetation der Erde wiederholen, und so haben wir in demselben Bericht der Freien Vereinigung, Dresden 1907, in Tafel VIII—X von E. ULE wunderschöne Belege für entsprechende brasilianische xerophile Felsschotter.

Aber nun der Wald unten am Fuß der Klippen — er besteht aus Eichen und Linden mit Haselgesträuch — ist dieser einheitlich? Auch er nicht! An seinem oberen Rande ist er zwischen den nun kräftiger wachsenden Stämmen durchsetzt mit den Stauden der Schotterflur oben (Übergangsbildungen), und dann folgen zunächst xerophile Sträucher wie *Sarothamnus* mit trockenen Gräsern usw., weiter unten die sonst gewohnten Waldstauden und, fließt unten ein kleiner Bach, so siedeln sich dort im lichten Schatten der Bäume *Ulmaria*, *Angelica* mit *Urtica* usw. an. Dieser ganz selbstverständlichen Stufenleiter können wir in der klassifizierenden Formationslehre nur durch Anerkennung der waldbegleitenden Pflanzen im Sinne selbständiger **E-Ass.** Herr werden. Wir brauchen dieselben auch gar nicht ausführlich in jedem Falle zu beschreiben, da sich die Übergänge und Verbindungen an solchen Stellen gemäß der „Facies" immer regelmäßig wiederholen, wenn auch in einer verschiedenen Auswahl der Arten. Ob wir die **E-Ass.** kartographisch darstellen können, hängt vom gewählten Maßstabe ab, für dessen höchste Detailaufnahmen OLIVER und TANSLEY (24) die Methode angezeigt haben. Nur zur Demonstration eines genau durchgearbeiteten Beispiels würde ja überhaupt so etwas lohnen und die Landestopographie kann sich mit Übersichten helfen. Etwas anderes aber ist es, daß die Analyse des Bestandes in einer allgemein richtigen, auf die ökologischen Ursachen in der Verteilung der Lebensformen an den verschiedenen Standorten eingehenden Weise gedeutet werden kann.

Und dazu sollen die Bestandeselemente als Grundeinheiten oder zerstreute Glieder artenreicher Assoziationen verhelfen: sie zeigen letztere auch da an, wo zu ihrer vollen Entfaltung der Raum fehlt, und fast nie finden sich für eine floristisch und standortsökologisch gut durchgearbeitete, auch die Sporenpflanzen in Vollständigkeit nach Lebensformen mit aufzählende Assoziation überhaupt alle Arten an einem Standort beisammen.

Die Bestandeselemente selbst stellen also an sich schon kleinere Einheiten dar als die geordneten maßgebenden Assoziationen, ebenso wie eine „arktische Florengenossenschaft" in ihren südwärts verschlagenen, äußerste Vorposten darstellenden Elementen aus wenigen

oder einzelnen Arten, bald dieser bald jener Gruppe, besteht. Die **E-Ass.** können demnach zunächst für sich allein betrachtet keine andere Artenliste beanspruchen als die, Teile, und zwar wesentliche, bestimmter Assoziationen zu sein. Und zwar liegt es nahe, als solche Teilstücke nur die (dominierenden) Charakterpflanzen und Leitarten anzusehen.

Wohl aber können und müssen die Elementar-Assoziationen sich von den Assoziationen mit heterogen vielgestaltigen und in der Standortswahl von einander unabhängigen und untereinander ungleichwertigen Vegetationsformen („physiognomisch-standortsökologischen Lebensformen") dadurch unterscheiden, daß sie diese Mannigfaltigkeit mit einer Einheit vertauschen und also nur solche ökologische Vegetationsformen umfassen, welche unter- und miteinander gleichwertig in ihrer Besiedelungstätigkeit auf einem gegebenen Standorte auftreten. Dadurch fällt den **E-Ass.** noch eine andere Rolle zu: nicht nur als zerstreute Glieder einer mannigfaltigeren Assoziation in vermischten und verbundenen Übergangsformationen aufzutreten und dort die Haupt-Assoziation zu markieren, sondern auch diese letztere selbst in die ungleichwertigen Besiedelungseinheiten aufzulösen und sich selbst als einheitliche Vegetationsformen mit gleichsinniger Besiedelungs tätigkeit darzustellen.

Am ersten werden also von allen Vegetationstypen der Erde die in meiner Einteilung (**1**, S. 225—227) als vierfach unterschiedenen Wälder zu einer solchen Analyse das Bedürfnis bieten. Nicht als ob etwa *Monotropa Hypopithys* oder *Viscum* als Träger besonderer **E-Ass.** zu gelten hätten, denn sie können nur in Verbindung mit ihren Nahrungsgebern leben und sind einer eigenen bestandbildenden Besiedelungstätigkeit unfähig. Wohl aber gilt das von dem *Juniperetum* im Kiefernwalde Preußens, von den weitgedehnten *V. Myrtilletum-* und *Vitidis Idaeae* in deutschen Wäldern, die auch da, wo in den oberen Gebirgslagen die sonst gewohnten „Buchenwaldbegleiter" versagen, sich mit dem *Fagetum* verbinden können und schon dadurch zeigen, wie nützlich es sei, für eine ökologische Formationseinteilung die Betrachtung solcher Unterwuchs-Bestände als **E-Ass.** von gewisser Selbständigkeit hervorzukehren.

Dies wird die Formationslehre auch eher vor weitergehender Zersplitterung bewahren als es zur Zersplitterung gefürchteter Art beiträgt, denn die Besonderheiten sind ja schon lange erkannt und sind auch oft als besondere Formationen (im früheren Ausdruck) beschrieben. Ich möchte in dieser Beziehung auf G. v. BECKs Ausführungen (**23**, S. 6- verweisen, die er den in mehreren Formationen tonangebenden Gehölzen widmet. „Ein schönes Beispiel hierfür bietet die Schwarz)

föhre (*Pinus nigra*). Sie tritt in drei Formationen als Oberholz auf, in Niederösterreich, Bosnien und in Dalmatien. Es ist dies nur möglich, indem dieser Baum eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit an Klima und Boden besitzt. Das Unterholz und der Niederwuchs ist in allen den genannten Formationen verschieden und gehört sogar drei Florenbezirken, der baltischen, pontischen und mediterranen Flora an. Hier ist der Unterscheidung dreier Formationen sicherlich nicht zu widerstreiten. — Ähnliches bieten unsere Eichenformationen, von denen in Österreich-Ungarn sicherlich ein Dutzend gut zu unterscheiden sind."

Dies nette Beispiel von *P. nigra* läßt sich noch weiter ausführen. Zunächst ist von Interesse, daß *Pinus silvestris* nordwestlich der Vegetationslinie der ersteren sich ganz ebenso verhält, in der Mannigfaltigkeit beigemischter Bestände sich noch steigert. Aber manche derselben sind bei den zwei Baumarten ganz homolog. Ich habe auf den sonnigen Höhen südlich Wien*) lichte Haine der österreichischen Schwarzkiefer besucht mit Unterwuchs (**E-Ass.**) von *Sesleria varia* (*coerulea*) und *Carex humilis* zu kleinen Grassteppen vereint, und ganz entsprechende finden sich im lichten Schatten der *Pinus silvestris* sowohl in Franken als Thüringen, z. T. auch mit denselben selteneren Leitpflanzen wie *Seseli Hippomarathrum* und *Inula hirta*. Auch die Gebüsche (**E-Ass.**), die um Mödling selbstverständlich in ihrer gemischt pontisch-ostalpigenen Facies sehr viel reichhaltiger sind als in der einfachen Thüringer Facies auf Kalk, enthalten viele gemeinsame Charakter- und Leitpflanzen, außer den gewöhnlichen Dornsträuchern auch seltenere Rosen, und neben *Corylus* auch *Viburnum Lantana*. Die **E-Ass.** der das Wiener Becken umrandenden Buschhöhen mit der Zwergweichselkirsche entsendet nach dem vielleicht in Thüringen einzigen natürlichen Standorte *Prunus chamaecerasus* (*pumila*), geradeso wie sie in der Gegend von Baden und Vöslau ihrerseits als einen Zuzügler aus der mösischen Sibljak-Assoziation deren Hauptvertreter in *Cotinus Coggyria* erhält. — Eine Ausdrucksweise wie die hier gebrauchte erleichtert das pflanzengeographische Verständnis ungemein, und es geht auch nicht an, daß immer die floristischen Durchforschungen in Hinsicht auf die *distributio geographica* sich von denen der Formations- und Assoziationsgliederung getrennt halten, weil die Einzelart erst auf diesem

---

*) Dieselben sind in präziser Kürze in dem „Führer zu den wissensch. Exkursionen des II. internat. botanischen Kongresses Wien 1905" geschildert. Nr. V b: Kalkgebiet bei Mödling, von Dr. A. v. HAYEK; dazu 4 Abbild. auf Taf. 31 bis 32, darstellend die von Schwarzkiefern besetzten Kalkfelsböden mit Gebüsch und Staudenteppichen, die zur Zeit meines ersten Besuches im vollen Schmuck der auf Taf. 32 (März 1902) abgebildeten *Pulsatilla vulgaris* **grandis* Wend. prangten.

Hintergrunde ihre richtige Bedeutung erhält und zu weiteren Fragen nach der Ausbreitung ganzer Assoziationen, bez. ihrer **E-Ass.** anregt. So dürfen wir hoffen, daß durch maßvolle Anwendung des Begriffes der Bestandeselemente einheitlich physiognomischen Charakters und einheitlich floristischer Facies die Verbindung beider pflanzengeographischen Forschungsrichtungen erleichtert wird und daß anstatt einer zunehmenden Zersplitterung der Formationseinheiten eine erneute Zusammenfassung zu anders gewählten Einheiten ersteht, welche durch Aufspüren innerer gesetzmäßiger Verwandtschaft fördernd wirkt.

Versuchen wir nun einmal eine Umschreibung des **E-Ass.**-Begriffes zu geben, die allerdings der Lage der Dinge nach nicht ganz einfach ist: Elementar-Assoziationen sind die aus den Charakter- und Leitarten übergeordneter Bestandestypen (bez. Formationen) bestehenden, als reine Gruppen einheitlicher Kommensalen von Vegetationsformen auftretenden, oder bei wechselnder physiographischer Beschaffenheit mit anderen **E-Ass.** in Mischung und Anschluß zu mannigfaltigen Ortsbeständen tretenden Pflanzengemeinschaften. Es ist für sie vorauszusetzen: 1. Einheit der Zusammensetzung aus ökologisch umgrenzten gleichwertigen Lebensformen, welche Physiognomie und Besiedelungstätigkeit bestimmen; 2. Einheit der Charakter- und Leitarten; 3. Einheit der durch letztere bestimmten floristischen Facies; 4. Einheit der klimatisch-edaphischen Standortsbedingungen als entscheidender Grundlage. Wechsel ist dagegen möglich für ihre Rolle in der zyklischen Anordnung progressiver oder retrogressiver Art der Formationen an gegebener Stelle. In dem voll entwickelten Klimaxtypus der Formationen und Assoziationen sind die **E-Ass.** vollzählig mit enthalten, dagegen nur in abnehmender Artenzahl und Menge eingestreut (je nachdem als progressive Pioniere oder als retrogressive*) Resterscheinungen) in Verbindungen oder Mischungen mehrerer Formationen zu eigenartigen Komplexen. Sie laufen aus in die äußersten Stationen einzelner stark ausbreitungsfähiger Leitarten unter oft veränderter Physiographie ihrer Standorte im einheitlichen Florenbezirk, so daß die Untersuchung der ursprünglich der **E-Ass.** als Gesamtheit geltenden ökologischen Besiedelungsbedingungen in der Feststellung der Lebens- und Standorts-

*) Im Sinne von C. E. MOSS, The fundamental Units of Vegetation; New Phytologist **9**, S. 18—53 (1910). Retrogressive Sukzessionen sind solche, welche einen Zerfall darstellen. Die progressiven Sukzessionen schreiten in Ausdehnung der Besiedelungstätigkeit vor bis zum Erreichen der dem Klima entsprechenden Schlußformation, welche als Klimaxformation bezeichnet wird.

bedingungen ihrer einzelnen, am weitesten im Areal vorgeschobenen Charakter- und Leitarten endet. (Siehe nachher die Besprechung von *Senecio nemorensis* als Beispiel.)

Nach den im vorhergehenden bereits besprochenen Grundsätzen und Beispielen, welche die Elementar-Assoziationen entweder als einander gleichwertige, oder aber ungleichwertige Teilglieder zusammenfassender Bestandestypen erscheinen lassen, treten dieselben demnach in den aus mehreren ungleichwertigen physiognomischen Besiedelungseinheiten (wie z. B. in den Waldformationen) gebildeten Assoziationen untereinander verbunden auf und bilden dort im Verhältnis zu der Hauptassoziation von Bäumen „ökologische Serien"*) von einander stellvertretenden physiognomischen Besiedelungsformen (z. B. geophile Stauden-Serie; Schattengras-Serie wie *Carex brizoides*, *Milium*; Zwergstrauch-Serie wie *Myrtilletum* usw.); oder sie sind, gesondert durch besondere Eigenschaften des Standorts untereinander gemischt, zusammengewürfelt oft auf kleinstem Raum, oder aber sie bilden einander ablösend gesetzmäßig topographisch angeordnete Serien, welche entweder die Tendenz einer zonalen Anordnung zeigen (so wie es oben das Beispiel dreier Salzsumpf-E-Ass. S. 50 f. aufwies), oder welche dem Klima folgend (in Gebirgen) weiter auseinander gezogen eine allmähliche Ablösung der Charakterarten von der Höhe in die Tiefe oder umgekehrt in regionaler Anordnung erkennen lassen.

Das letztere zeigt sich beispielsweise sehr ansprechend bei den Bachuferbeständen, die in Bergländern Mitteldeutschlands**) bis herab zu der sommerwarmen Niederung als eine herrschende Charakterfacies dichte Massen von *Chaerophyllum hirsutum* führen. Diese mit anderen eurytopischen Arten, z. B. *Crepis paludosa*, *Geum rivale* und *Filipendula Ulmaria*, zu einer Assoziation vereinigt ergibt mehrere sich ablösende **E-Ass.**, die obere durch *Petasites albus*, *Thalictrum aquilegifolium* mit *Chrysoplenium oppositifolium* und *Ranunculus platanifolius* ausgezeichnet, die mittlere durch *Aruncus silvester*, *Prenanthes purpurea* und *Chrysosplenium alternifolium*, die untere fast ganz ohne montane Arten hat *Petasites officinalis* und gewöhnliche Farne dafür in ihre Begleiter aufgenommen, oder Schattenpflanzen wie *Festuca gigantea*. — Die Unterscheidung ist hier und in anderen Fällen gleichsam selbstverständlich und auch immer schon so vollzogen; ich

---

*) Den Ausdruck „Serie" hat in einem ähnlichen, wenn auch nicht auf Elementar-Assoziationen bezogenen Sinn meines Wissens zuerst THORE FRIES (6) i. J. 1913 in der Formationslehre angewendet.

**) Siehe Vegetation der Erde 6 (Herzynischer Florenbezirk) S. 93, 96.

selbst habe daraus i. J. 1902*) wenigstens zwei damals „Formationen" genannte Bestandestypen gebildet. Die drei hier genannten Glieder als selbständige Bestandestypen aufzuführen erscheint mir bei der großen Zahl gemeinsamer Charakterarten unzulässig; es sollen nunmehr nach Schaffung des Begriffes der Elementarbestände jene größere Einheiten bilden, und wie weit darin der einzelne Phytogeograph gehen will, das ist seinen eigenen Überlegungen gerade so wie in der systematischen Phytographie bei der Abgrenzung von größeren Gattungen, welche in natürliche Sektionen zerfallen, zu überlassen und darüber wird eine Einigung prinzipiell nicht zu erzielen sein. Aus der Vegetation der Bachufer in den mitteldeutschen Gebirgsländern bilde ich selbst nach jetzigen Grundsätzen eine eigene neue „Assoziation" erst auf die subalpine oberste Stufe solcher Quellbäche mit Pflanzen wie *Epilobium trigonum* neben *E. palustre* und *Imperatoria* an Stelle von Dolden des niederen Berglandes. Aber indem gerade hier auch die Massenbestände des weißblühenden Ranunkels zusammen mit dem weißblättrigen *Petasites* und dem montanen Milzkraut als führende Charakterarten dieser subalpinen **E-Ass.** auftreten, so kann man das Auftreten derselben Arten in der zunächst tiefergelegenen Region so ausdrücken: durch die eurytopischen Elemente jener subalpinen Quell- und Bachflur sei der Bestandestypus von montanen Bachfluren zu einer gemischten **E-Ass.** subalpiner und oberer montaner Charakterarten ausgestaltet. Hier spielen auch florenentwicklungsgeschichtliche Fragen in die Auffassungen über das Wesen der Elementar-Assoziationen hinein. —

Bereits i. J. 1915 (Isis 2, S. 99—100) habe ich bei der Erörterung vom Begriff der Bestandeselemente als Beispiel die herzynische Verbreitung von *Senecio nemorensis* und **Fuchsii* ausführlicher mit Darlegung der sehr verschiedenen Höhen und charakteristischen Begleitpflanzen behandelt. Es ging daraus hervor, daß dieser *Senecio* Anteil an verschiedenen **E-Ass.** nimmt, welche als Hochstauden-Besiedelungsgruppe sich meistens an den montanen Buchenwald anschließt. Es ist dort aber auch gezeigt, daß sich diese Art und Unterart auch untere Waldgenossenschaften mit *Lonicera Periclymenum* aussucht, anderseits hart an der Waldgrenze gelegene mit *Homogyne* und *Mulgedium*. „Das Gesamtresultat", heißt es dann, „ist also darin nicht ermutigend, daß man hoffen dürfte, mit leichter Mühe Bestandeselemente herauszufinden, welche sich mit Sicherheit um einzelne Arten gruppieren. Der Zerstreuungskreis über vielerlei Standorte ist zu groß". Dies mag jetzt hier weiter ausgeführt werden.

Es bleibt meistens an den weit entlegenen und klimatisch abweichenden Standorten ein Rest der größeren, für das ökologische Zentrum geltenden Assoziationsbedingungen. In den um 1000 m gelegenen

sich mit Bergheide mischenden Standorten des Erzgebirges wächst *S. nemorensis* im Gebüsch von Eberesche und Sahlweide, das hier auch die höchsten Standorte von *Paris quadrifolia* enthält. *Luzula silvatica*, auch um 600—800 m mit dem *Senecio* schon stark vergesellschaftet, ist hier oben tonangebend, 3 Farne mit *Athyrium alpestre* ergänzen die Massen von *Equisetum silvaticum* zu einer neuen **E-Ass.** mit den oben genannten und noch anderen subalpinen Arten. Ebenso ist die unterste **E-Ass.** mit Gaisblatt und *Teucrium Scorodonia, Hedera* usw. ohne alle anderen montanen Arten gut verschieden. So bilden denn also diese drei Elementar-Assoziationen ebenfalls eine regionale Serie, deren Mitte den Hauptstandort von *S. nemorensis* als montaner Charakter- und Leitpflanze für Hochstauden-Lebensformen im Berglaubwalde bildet (mit *Mercurialis, Asperula odorata, Dentaria* u. a.), wo sie nicht selten cop[3] in fast geselliger Besiedelungsform auftritt. (Vergl. „Freie Vereinigung" Septbr. 1907, Dresden, S. 36: Blatt Altenberg.)*)

Es wäre grundfalsch, von dem vorhin geschilderten an der Waldgrenze gelegenen Standorte im Erzgebirge bei 1000—1100 m zu sagen, er bilde einen Anteil der „subalpinen Bergheide", **E-Ass.** *Calluna, Myrtillus, Vitis idaea, Vaccinium uliginosum, Calamagrostis Halleriana* (*villosa*), *Cetraria islandica.* Denn die genannten Gebüsche machen dieser Bergheide den Boden streitig und bilden eine **E-Ass.** für sich, in welche sich an Stellen, die durch Schneeschmelzwasser noch bis zum Juni naß und kalt gehalten werden, sogar *Streptopus amplexifolius* einnistet, also hier jedenfalls eine neue Leitpflanze von retrogressiver zyklischer Formationsverbindung. Die Gebüsche wurzeln auf tiefem Humus, die Bergheide dagegen hat unter sich Felsboden oder Felsblöcke mit trockentorfiger Oberschicht, und wo dann auf sehr wenig steil geneigtem Hange oder gar in flachen Mulden der lange schneereiche Winter zu sommerlicher Versumpfung führt, da ist Borstgrasmatte auf Rasentorf in den **E-Ass.** des *Nardetum* (mit *Trientalis* und *Gymnadenia albida*), des *Caricetum paniceae* und des *Juncetum filiformis*, welche sich alle gegenüber jedem Busch und auch gegenüber der hier nur niedrig und krüppelhaft wachsenden Fichte durchaus abhold erweisen. Unschwer sind für den Kenner mit ökologisch geschultem Blick diese **E-Ass.** auseinander zu halten und in ihrer Bedeutung zu verstehen, und nur wenige Arten verlassen einmal deren Grenzen zwischen je zweien, wie

---

*) In einer anders gefärbten Vogesen-Facies tritt dieselbe **E-Ass.** mit der Hauptmasse ihrer Charakterarten im Tannenmengwald des Elsaß auf, ein hübsches Beispiel für ihre Unabhängigkeit von dem herrschenden Oberholz des Baumbestandes! Siehe „Freie Vereinigung" August 1908, Straßburg u. Colmar, S. 15.

z. B. die *Calamagrostis* und *Homogyne* zwischen Gebüsch und Felsblockheide. Aber es mag dabei auch daran erinnert werden, daß die eingangs von mir in Übereinstimmung mit GRADMANN zur Norm gemachte floristische Methode als Grundlage der Aufnahme von Bestandestypen durchaus ihren Zweck verfehlen würde, wenn sie nicht die ökologisch zwingenden physiographischen Verhältnisse schon auf kleinstem Raum mit beachten würde. Ein „Florist", der die nebeneinander wachsenden und demnach innerlich standortsgemäß geschiedenen Arten als zu einer gleichen Assoziation gehörig sammeln würde, verfiele zurück in eine frühere Zeit, in der als gleicher Standort ein bestimmtes Tal, eine Berglehne usw. genannt wurde ohne Berücksichtigung der hier sich nebeneinander bietenden Verschiedenheiten physiographischer Bedingungen.

Diese aus dem Erzgebirge geschilderte „gemischte Formation subalpiner Gebüsche, Bergheide und torfiger Matten" tritt an manchen Stellen der deutschen Mittelgebirge auf und läßt sich z. B. gut vergleichen mit dem Wormspelgrunde der Vogesen (1050 m) auf Taf. III, Abb. 1 des Berichtes über die Exkursionen der „Freien Vereinigung" 1908, wo S. 44 die Verbreitung von *Senecio nemorensis* von 900—1300 m angegeben ist in Ablösung mit *S. Fuchsii* der tieferen Lagen; ebenso Taf. IV, Abb. 2 (Forlenweiher).

Für die topographische Kartierung solcher Landstriche ist es nicht unwichtig zu bemerken, daß die eben genannten **E-Ass.** so dicht aneinander gedrängt und so ineinander gewürfelt erscheinen, daß ihre Darstellung auch nur durch Signaturen unmöglich ist, es sei denn nach dem Muster der unter **24** erwähnten Anleitung. Und das hätte ja nur als Beispiel einer genauen standortsökologischen Studie Zweck: „es kommt ja nicht darauf an, die Bodenbedeckung von jeder Erdscholle festzulegen", haben wir oben schon ausgesprochen. Viel wichtiger erscheint es, im Prinzip mit diesen kleinen Einheiten fertig zu werden und in einem Stück Flora, von dem man früher nur ein artenreich durcheinander gewürfeltes, oder nur systematisch angeordnetes Pflanzenverzeichnis zu geben pflegte, die waltenden Gesetze der Verbreitung in Besiedelung und Standortsschutz durch besondere Modifikationen auf kleinstem Raum allmählich sich entschleiern zu sehen. Im obersten Erzgebirge nimmt die oben geschilderte interessante Schlucht am Abhange des höchsten Gipfels auf der topographischen Karte in 1 : 25000 nur eine Breite von etwa 1 cm bei etwa 4 cm Länge ein; es handelt sich im Ausspielen der verschiedenen **E-Ass.** gegeneinander nur um eine Fläche von etwa 50 Hektar, und diese kann also nur eine Signatur deutlich tragen. Es bleibt hier auch gar nichts übrig, als das Zusammentreffen solcher in ihren **E-Ass.** geklärter Bestandestypen mit

einem das Hauptgemisch enthaltenden Formationsnamen: „subalpine Gebüsch-, Heide- und Mattenformation“ zu belegen, wie 1902 geschehen.

Und dasselbe wiederholt sich in Formation auf Formation. Man braucht nur von der ostpreußischen Exkursion der „Freien Vereinigung“ im August 1911 die Tafeln V—VII vom Moor am Widny-See und aus der staatlich geschützten Zehlau (Botan. Jahrb. **46**, Beibl. 106) zu durchblättern, um aus den kurz gehaltenen, klaren Angaben der darunter vermerkten Artenstandorte die Hinweise auf eine ganze Reihe zonal-edaphisch angeordneter **E-Ass.** zu empfangen, welche alle unter dem Namen Schwingmoor und Hochmoor dort zusammengefaßt erscheinen.

In gedrängter Kürze könnte man nach allem Gesagten nunmehr das Wesen der **E-Ass.** im Formationsbilde mit folgendem Inhalte decken: Die **E-Ass.** enthalten die wesentlichen Charakter- und Leitpflanzen der Bestandestypen, zurückgeführt auf edaphische Nebentypen, zonale und regionale Serien und floristische Facies derselben, in Berücksichtigung aller selbständig im Besiedelungskampf um den Raum als ökologische Serien unter dem Formationsbilde vereinigter physiognomischer Lebensformen. In der zyklischen Verbindung von progressiven und retrogressiven, migratorischen und stabilen Assoziationen treten sie selbständig und bis zu gewissem Grade abweichend von den Eigenschaften der übergeordneten und auf ein bestimmtes Klimaxstadium eingestellten Bestandestypen (Haupt-Assoziationen) auf. — Es ist leicht zu ersehen, daß der Kampf wissenschaftlicher Meinungen bei Operationen mit dem Begriff **E-Ass.** nunmehr an die Worte „wesentlich“ und „selbständig“ in der gegebenen Definition anknüpfen wird, da z. B. für die Auflösung einer Waldassoziation in ihre ungleichwertigen Kommensalen doch nicht zu viele Trennungen nach **E-Ass.** vorausgesetzt werden, sondern nur solche, die in sich selbst geschlossen bleiben und in anderer Verbindung selbständig auftreten können. Bei den dichten Aggregationen z. B. von *Vinca minor* im Laubwalde ist das nicht der Fall, wohl aber bei der Vereinigung von *Juniperetum* und *Calluneto-Myrtilletum*, welche wir ebenso im Kiefernwalde als frei für sich in offener Heide wiederfinden: siehe „Freie Vereinigung“ in Hamburg, September 1906, Bericht S. 45 und Taf. II—IV. Manche Waldgräser, wie *Elymus* (*Hordeum*) *europaeus* und *Calamagrostis Halleriana* verhalten sich sehr selbständig, andere, wie *Calamagrostis arundinacea* vereinigen sich gern mit bestimmten Hochstauden usw. Darüber bedarf es erneuter Untersuchungen*), und die Antworten werden wohl oft genug verschieden

*) Man wird sich dabei vielfach mit Nutzen der Arbeiten über abgekürzte Formationsstatistik von C. RAUNKIAER (27, 28) bedienen können, welche mit dem Ziel auf ein biologisches Formationsspektrum die Lebensformen nach Besiedelungsphysiognomie zusammenfassen wollen.

ausfallen, oft schon durch die Verschiedenheit der Florenbezirke herbeigeführt. Eines der schönsten mitteldeutschen Beispiele für heterogene, also verschiedenen Haupt-Assoziationen und Formationen angehörige **E-Ass.** in mannigfaltigster Mischung und mit nicht immer sogleich erkennbaren Bodeneinflüssen kausaler Art bietet unzweifelhaft die Aufnahme der von uns am Sonntag den 5. August von Schweinfurt aus besuchten, außerordentlich interessanten „Grettstadter Wiesen", die an vielen Stellen alles andere darstellen als eine „Wiesenformation" und einmal wert wären, im großen Maßstabe nach der unter 24 angegebenen Quadratmethode analysiert zu werden, Vor allem aber verdienen sie, als ein wertvolles Studienobjekt der sorgfältigsten Naturschutzpflege von den dafür zuständigen Stellen überantwortet zu werden.

Selbstverständlich sind solche Unterscheidungen, wie sie hier für den Begriff der Bestandeselemente vorgetragen sind, nicht an sich sondern nur in diesem Zusammenhange und als sub- oder koordinierte ökologische Pflanzengemeinschaften neu, und es sind deren viele, die hier als **E-Ass.** bezeichnet wurden, schon früher als „Subtypen" oder „Facies von Formationen", oder auch schlechthin als „Formationen" oder als „Assoziationen" bezeichnet worden. Beispiele dafür finden sich seit HULTs finnländisch-floristischen Arbeiten 1881—1887 mit zunehmender Häufigkeit, und diese sind auch bereits von dem tüchtigen, früh verstorbenen ökologischen Pflanzengeographen ROB. SMITH 1899 (26, S. 119) in der ersten solche floristischen Formationsarbeiten behandelnden Literaturzusammenstellung aufgeführt.

Es mögen nun zum Schluß noch einige neuere monographisch ausgezeichnet durchgearbeitete Abhandlungen*) genannt werden, welche er-

*) Von den schon früher genannten Schriften kommen für lehrreiche Einzelbeispiele und die Methode der Einteilung, welche dann zu den jetzt von mir als **E-Ass.** bezeichneten kleinsten Einheiten von wesentlicher Bedeutung und Eigenart führt, besonders folgende in Betracht: WANGERIN (9) für norddeutsche Moore; TH. FRIES (6) für die über der Waldgrenze gelegenen, aber noch Birkenbestände führenden Heide-, Wiesen-, Moor- und Flechtenformationen Lapplands. CRAMPTON (18) zeigt schon in seiner Übersicht der nordschottischen Formationen von Caithness (S. 25—33) unter den Bezeichnungen von Assoziationen in Gehalt von Subformationen solche **E-Ass.** wie „Rhacomitrium-carpet", „Calluna-lichen-mat", „Arctostaphylos-mat", „Lichen-bryophyte associations of dry crags" usw. als kleinste Einheiten an, die sich vielfach mit denen von FRIES vergleichen lassen. Auch führt CRAMPTON selbst solche Vergleiche aus, wie z. B. (S. 36) sein „Rhacomitrium carpet" mit der „Grimmia-heath" von OSTENFELD in der Schilderung der Formationen der Färöer (siehe 32) S. 997 mit Fig. 191. — In WARMINGS (20) reich durch Abbildungen belebten Schilderungen der dänischen Küstenvegetation 1 und 2 ist ein äußerst ergiebiges, durch ausführliche Artenlisten auch nach Übergängen gegliedertes Formationsbild enthalten, bei dessen Studium man sowohl alle Vorteile einer Bildung von **E-Ass.**, als auch die Schwierigkeiten ihrer

giebiges Material für Elementar-Assoziationen bieten und solche in großer Zahl, oft unter anders gewählten Formationsbezeichnungen enthalten. Daß diese **E-Ass.** sich größeren Einheiten einfügen müssen, ist selbstverständlich und wäre Gegenstand neuer zusammenhängender Formationsdarstellung.

Es beginnt schon mit „Algenformationen“ an Felswänden, wo solche **E-Ass.** an nassen Felswänden des Elbsandsteingebirges durch B. SCHORLER 1914 (**29**, S. 7) und an den trocknen Dolomitriffen von Südtirol durch L. DIELS 1914 (**30**, S. 512) dargestellt wurden. Daß die von A. SCHADE (**16**, S. 123—137) unter der Besiedelung der bergfeuchten, der überrieselten und trocknen Felsen als drei Formationstypen unterschiedenen kleinen Gruppen selbst zonal angeordnete Serien von **E.-Ass.** darstellen, wurde schon oben erwähnt; Moose, Lebermoose, Flechten und Algen nehmen daran teil. Die Laubmoose für sich allein in Sumpf und Wald und Moor wie auf Fels mit edaphischer Verschiedenheit spielen in der Formationsbildung eine höchst bedeutsame Rolle, die schon vielfach floristisch verwertet wurde; jüngst sind von dem trefflichen Mooskenner Forstmeister C. GREBE unter „Biologie und Ökologie der Laubmoose“ (**31**, S. 27, 65, 130, 144) für die mitteldeutschen Arten Grundzüge entworfen, die zur Bildung der **E-Ass.** direkt verwertbar sind. Von anderen Arbeiten sind die wichtigsten solche, welche die verschiedenen Formationen einer eng umschriebenen Gegend in monographischer Vollständigkeit behandeln, zumal wenn sie zugleich die ganze Flora nach Blüten- und Sporenpflanzen mit ihren Standorten aufgenommen haben.

In dieser Beziehung zetchnen sich außer dem schon genannten Werke von TH. FRIES über das nördlichste Schweden besonders die Untersuchungen von C. H. OSTENFELD (**32**) über die kleine, an borealen Formationen vom Seestrande bis zu den klippenreichen Gipfeln über 400, 500 m Höhe reiche Inselflora der Färöer und die von E. RÜBEL aus dem Bernina-Hochalpengebiet (**33**) aus, welche letztere sich mit denen von BROCKMANN-JEROSCH (**14**) am Südhange derselben Gebirgsgruppe vortrefflich ergänzen. Der Abhandlung über die Landflora der Färöer geht in dem genannten Werk S. 683—834 eine entsprechende über die Litoral-Algen voraus, deren regionale Anordnung in eine Reihe von etwa 28 **E-Ass.** zerfällt, S. 770 übersichtlich gruppiert. Dagegen vermeidet es OSTENFELD seiner nach fünf Formationsgruppen gegebenen Einteilung der Bestände eine weitere Zergliederung als in etwa 30 Asso-

---

Umgrenzung sieht. Es ist schwer möglich, aus gedruckten Werken solche Arbeiten nachträglich zu machen; sie müssen schon mit dieser bestimmten Absicht bei den Aufnahmen in der Flora selbst entstanden sein.

ziationen (mit 3 „Facies“) folgen zu lassen, und es ist aus den beigegebenen Beispielen vielfältiger Einzelaufnahmen, auch von Übergängen der Assoziationen, zu ersehen, daß in diesen das Material zur Bildung von **E-Ass.** enthalten ist. Nicht ohne Interesse ist es zu sehen, wie die Formationsbezeichnung fast nur nach der Beschaffenheit des Standorts gewählt ist — Strand, Klippen, auch „Moor“ ist schließlich ein Standort —, und es bleibt auch nach meiner Meinung für allgemeine wie spezielle Zwecke guter Charakterisierungen nichts anderes übrig, als die Bezeichnungen aus der Kombination der physiognomischen Besiedelungsbezeichnungen mit der physiographischen Standortsunterlage einschließlich der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Klimatypus zu wählen.

Die Einteilung von TH. FRIES hält sich dagegen, wie schon oben ausgesprochen (S. 46, 56), ganz allein an die physiognomische Scheidung und Benennung, wie die Hauptgruppen zeigen:

I. Heideserie — A) 1. Flechtenreicher Birkenwald; 2. Flechtenreiche Gebüsche; 3. Flechtenheiden.
B) 1. Moosreicher Birkenwald; 2. Moosreiche Gebüsche; 3. Moosreiche Heiden.

II. Wiesenserie — 1. Wiesenwälder; 2. Wiesenweidengebüsche; 3. Wiesen.

III. Moorserie — A) 1. (Birken-)Niedermoorwälder; 2. Niedermoorgebüsche; 3. Niedermoorwiesen.
B) 1. (Birken-)Hochmoorwälder; 2. Hochmoorgebüsche; 3. Typische Hochmoore.

IV. Wasserpflanzen-Assoziationen — A) Schwimmblätter — und B) Submerse Assoziationen.

Nun werden aber unter diesen Gruppen („Facies“ vom Verf. genannt) nicht nur nach den führenden Arten viele Einzelassoziationen, sondern oft auch noch deren „Varianten“ in großer Zahl unterschieden, und hier würde der Gebrauch der **E-Ass.** einzusetzen haben, wie sich schon aus der großen Zahl von abgegliederten Assoziationen ergibt. Aber natürlich: nicht nur auf den Namen der Teile, ob als eine „Assoziation“ oder als **E-Ass.** zu bezeichnen, kommt es an, sondern auf eine Vereinfachung des gesamten Formationsbildes durch Betonung der selbständigen Besiedelungstätigkeit irgend einer Assoziation in Einfügung sei es in einen Birkenwald, sei es in ein Birkengebüsch oder in ein Moor. Spricht doch FRIES an vielen Stellen unverhohlen von der Schwierigkeit, dieses sein physiognomisches System wegen der Fülle von Zwischenbildungen und Übergängen durchführen zu können, und verleiht er doch demselben dadurch gewissermaßen selbst den Anstrich eines die Bestandeskombinationen erschöpfenden künstlichen Schlüssels.

Wenn also z. B. unter Gruppe I. A) 1. sowohl c) eine *Empetrum*-reiche Assoziation, als auch g) eine *Carex rigida*-reiche Assoziation im Flechtenbirkenwalde unterschieden wird, und wenn der Leser dann unter der Flechtenheide I. A) 3. Nr. 11: „flechtenreiche *Carex rigida* und *C. lagopina*-Ass. mit einer großen Menge gleicher Arten im Bestande wieder findet ohne Anschluß an Birken, wenn er dann weiter unter der Hochmoor-Assoziation III. B) 3. Nr. 7: „*Empetrum nigrum-Sphagnum-Polytrichum-Dicranum*-Ass." das führende *Empetrum* zwar verstärkt durch *Rubus chamaemorus*, *Andromeda*, *Eriophorum vaginatum* u. a. typische Hochmoorarten, aber doch immerhin auch noch mit einer stattlichen Anzahl gleicher Flechten (ohne *Sphagnum*) wie in I. A) 1. c) wiederfindet, und so an vielen Stellen der sorgfältig ausgeführten floristischen Aufnahmelisten, drängt sich da nicht von selbst der Wunsch auf, dies Durcheinander von vielen unterschiedenen Assoziationen, bald im Anschluß an die hier oberhalb der Waldgrenze noch zerstreute Wäldchen bildenden Birken und bald frei von denselben, in anderer Weise zu entwirren, indem eine kleinere Anzahl von „Besiedelungselementen" zusammengefaßt wird, welche sich gegenseitig durchdringen können? Dazu sollen eben die **E-Ass.** verhelfen, und es erscheint mir etwa so: die **E-Ass.** *Empetrum nigrum* und Genossen erstreckt aus ihrem typischen, physiographisch wohl umschriebenen Hochmoor-Standort heraus ihren Bereich, aber nur mit einer kleinen Schar dazu ökologisch geeigneter Arten, bis in den flechtenreichen Birkenwald; sie erstreckt sich auch (wie aus den Listen S. 87 und 88 der Abhandlung hervorgeht), in den moosreichen Birkenwald I. B) 1. und, zusammen mit *Rubus chamaemorus* u. a. A., in die von *Betula nana* gebildeten moosreichen Gebüsche I. B) 2. —

Was oben aus meinem zugrunde gelegten Beispiel von *Senecio nemorensis* hervorgehen sollte, wiederholt sich alsdann auch hier: nicht eine Überzahl von Einzelbeständen und Kombinationen von Einzelbeständen soll aus den floristischen Aufnahmen gebildet werden, sondern eine Analyse gewisser, als Norm sich darbietender Hauptassoziationen mit vielen nach Physiognomie, ökologischem Bedürfnis und Besiedelungskraft verschiedenen Charakterarten, welche, sich zerstreuend, als Bestandeselemente neue Verbindungen und mannigfaltige Mischungen ausüben. Es kommt darauf an, diese Verbindungen und Mischungen, in denen oft gerade das besonders Eigenartige einer bestimmten Gegend liegen wird, auf die einfachste Weise zu erfassen und die beschreibenden Formationsbilder der Florenbezirke mit ihren besonderen Facies von einer weitgehenden Zersplitterung durch die Analyse zu befreien. Deswegen würde ich eine kürzere Darstellung, wie sie OSTENFELD von den Färöern lieferte, mit Andeutung der Mannigfaltigkeit der Verbindungen

im allgemeinen bevorzugen, doch aber eine tief gehende Analyse aller Kombinationen, wie sie TH. FRIES von Lappmark oberhalb des Torne Träsk ausgearbeitet hat, für eine ausgezeichnete weitergehende Ergänzung halten, wenn sie eben mehr auf das Ziel von Elementar-Assoziationen als auf das der aus ihrer Mischung sich ergebenden Vielheit von Beständen losgeht. Zwar ist an sich die „sich zerstreuende **E-Ass.**“ etwas Theoretisches, das Wahre an ihr ist die wechselnde Besiedelungskraft ihrer einzelnen Arten; aber ausgehend von denjenigen Standorten, wo eine Assoziation in vollster Vegetationskraft unter offensichtlich günstigsten physiographischen Bedingungen sich entfaltet hat, wird die **E-Ass.** beim weiteren Verfolg ihrer Einzelarten an ungünstigeren Standorten und in dem Kampfe um den Raum mit anderen **E-Ass.** in die reale Praxis übergeführt werden. Dazu wird eine Methode wie die von TH. FRIES geübte gewiß die Vorbedingungen am besten erfüllen können, da sie über das ausgedehnteste Material von wohlgeordneten Einzelaufnahmen verfügt; das Schlußbild aber möchte dann doch noch etwas anders aussehen, hauptsächlich um Vergleiche mit ähnlichen Formationsbildern aus fernen Teilen desselben Florengebiets zu erleichtern, wenn auch in anderer Faciesbildung. So z. B. in diesem Falle mit dem Riesengebirge oberhalb der Waldgrenze, wobei Birke und Krummholzkiefer gegeneinander auszuspielen wären.

Auch wenn ich nicht vom Berninagebiet eigene Anschauungen mit der vortrefflichen Monographie von RÜBEL in Vergleich bringen könnte, so würde ich leicht aus vielen Stellen der letzteren nachweisen können, wie sich deren Darstellung oft leicht und ungezwungen meiner Auffassung vom Wesen einer Elementar-Assoziation anschließt. Ich will nicht als Hauptsache anführen, daß die große Zahl von 75 Assoziationen und Nebentypen (in Liste auf S. 94) an sich schon bei einem Vergleich mit Formationen, wie ich sie 1902 für den herzynischen Florenbezirk aufstellte, darauf hinweist, daß viele derselben kleine Einheiten, wesentliche Gruppen von Bestandeselementen, enthalten werden. Aber die Gegenüberstellung der nach führenden Arten gegebenen Bezeichnungen wie *Trifolietum repentis* — *Tr. alpini* — *Curvuletum* — *Firmetum* — *Elynetum* — *Semperviretum* gibt das zu erkennen. Viel wichtiger aber als dies, weil man ja stets im Zweifel sein kann, ob man einen Bestandestypus als solchen oder nur als **E-Ass.** ansehen solle, ist das Prinzip der selbständigen Loslösung solcher aus einer verbundenen Formation. Lesen wir z. B. als Unterschrift des schönen Bildes S. 98, Taf. IX: „Lärchwald 1860 m. Der Unterwuchs gehört zu den Wiesen-Assoziationen *Trifolietum repentis* und *Trifolietum alpini*“, sehen wir ferner als Unterschrift des Arvenbildes Taf. XII zu S. 106: „Walzenarvenwald 2000 m. Unterwuchs *Vaccinietum Myrtilli*“ und finden wir S. 118

dasselbe *Vaccinietum Myrtilli* für sich abgebildet mit der Erklärung: „Diese Assoziation bildet am häufigsten den Unterwuchs im Wald", und ebenso S. 124 mit Abb. 24 das *Calamagrostidetum villosae* (*Hallerianae*) als Waldbestand bildende, den Heideformationen gleichwertige Grasassoziation, so sind in diesem Verfahren alle die Bedingungen erfüllt, welche ich oben (S. 63 f.) für eine den Unterwuchs in Waldformationen bildende **E-Ass.** aufstellte. Vielleicht kann man in der Teilung derselben noch etwas weiter gehen und mir scheint es, als ob z. B. *Linnaea borealis* zur Begründung einer eigenen **E-Ass.** berechtigt wäre. An anderen Stellen, wie z. B. bei Diskussion der Artenlisten für die Schneetälchen (S. 151) mit *Gnaphalium supinum*, *Salix herbacea* und *Anthelia Juratzkana*, leitet RÜBEL selbst darauf hin, wenn auch die eine oder andere **E-Ass.** nur als transitorische und von migratorischem Charakter in der Sukzession nicht gleichwertig ist mit gewissen Endgliedern. Und liest man z. B. S. 171 die Verteilung der Standorte von *Carex curvula* und ihrer Mischtypen, unterbrochen an feuchteren Nordhängen noch durch kleine Bestände von *Luzula spadicea*, so erscheint diese letztere als **E-Ass.** eines eigenen, S. 158 neben den Schneetälchen edaphisch gekennzeichneten Bestandestypus.

Es ist immer hervorgehoben worden, daß es bei der Bildung von **E-Ass.** auf Vergleiche, bessere Vergleichsmöglichkeiten zwischen nah oder weit entlegenen Territorien ankommen solle, um das Areal der Einzelart möglichst auf Standortsgenossenschaften zu übertragen*). Daher zum Vergleich mit RÜBELs Bernina folgendes: GUNNAR ANDERSSON und HENRIK HESSELMAN unterscheiden in dem Staatsforst Hamra (**34**) vom Fichtenwalde vier „Typen von Pflanzengesellschaften": 1. den moosreichen F., 2. den kräuterreichen F., 3. den quellenreichen F., 4. den versumpften Fichtenwald. Nr. 1 hat die größte Ausdehnung: „eine weiche und üppige Moosdecke bekleidet den Boden und überzieht Steine und umgefallene Bäume. Von Moosen sind vor allem zu be-

---

*) Es ist recht schön und nützlich, wenn logisch gegliederte Dispositionen die Richtlinien für Arbeitsmethode und Wahl bestimmter Aufgaben liefern, wie wir sie in RÜBELs „Anfängen und Zielen der Geobotanik" finden (Vierteljahrsschrift der Naturf.-Ges. in Zürich, **62**, 15. Dez. 1917, S. 629—650). Besonders ist auch immer der Unterschied zwischen Flora und Vegetation, also zwischen der chorologischen Richtung, welche übrigens von der Entwicklungsgeschichte gar nicht zu trennen ist, und zwischen der ökologischen Richtung, betont worden. Aber trotzdem und bei alledem sind es im gegebenen Einzelfalle dieselben Pflanzenarten, um deren Raum- und Standortsproblem (Areal und Besiedelungsrolle) es sich handelt, und als letztes Ziel muß die Geobotanik dieselben gemeinsam zur Lösung bringen. Deswegen setze ich in die Elementarbestände schon die chorologisch begründete Facies ein. Ich suche mehr in Kombination, andere wiederum in Trennung der Arbeitsgebiete Ziel und Fortschritt.

merken *Hylocomium splendens*" (welches auch in den Arvenwäldern des Berninagebiets Massenvegetation bildet), „*H. parietinum* und *Hypn. crista castrensis*" (am Bernina selten). *V. Myrtillus* und *Vitis idaea* und *Linnaea* sowie *Lycopodium annotinum* (am Bernina im Lärchenwalde selten) wachsen überall". So ist hier im Fichtenwalde eine sehr ähnliche **E-Ass.** *Linnaeae-Vaccinietum* wie im Arven-Lärchenwalde Graubündens, und da in Norddeutschland wie in Schweden *Linnaea* auch im Kiefernwalde eine **E-Ass.** besonderer Facies bildet, so sieht man auch hier die Unabhängigkeit bis zu gewissem Grade von den Assoziationen der herrschenden Bäume. So bildet auch *Calamagrostis Halleriana* (= *villosa*), das herzynische Charaktergras in den obersten Fichtenwäldern, am Bernina im Lärchen-Arvenwald gelegentlich Massenvegetation.

Die Bäume, Laub- wie Nadelwald-Arten, können ja auch zwischen sich Gras- und Staudenformationen in weitem Umfange aufnehmen, haben wahrscheinlich vor der Umwandlung der meisten Wälder in Forsten in hohem Grade Gemische gebildet, wie ein solches von HESSELMAN (35) unter dem schwedischen Namen Löfängar (Laubwiesen) vortrefflich gekennzeichnet ist. Dieselben zeichnen sich durch eine parkähnliche Physiognomie aus, indem die Laubbäume und Sträucher kleine Gruppen bilden, während die gehölzfreien Stellen zwischen den kleinen Waldinseln von einer Gras- und Staudenvegetation eingenommen werden. Die hier vom Verf. unterschiedenen kleineren Pflanzenvereine: 1. Eschenhain, 2. Haselhain, 3. Wacholdergebüsch, 4. *Geranium silvaticum*-Wiesen, 5. *Sesleria*-Wiesen (mit *Carex panicea, dioïca, pulicaris, Primula farinosa, Selaginella*) und 6. *Geranium sanguineum*-Wiesen (mit *Trifolium montanum*) stellen nun als **E-Ass.** größerer, auf anderen Standorten artenreicher versammelter Bestandestypen die Mischungselemente dar, für welche „besondere Pflanzenvereine mit größerer geographischer Ausbreitung abzugrenzen Aufgabe einer physiognomischen Schilderung bleiben mag" (S. 338).

In den mitteldeutschen Auenwäldern liegen ganz ähnliche allgemeine Verhältnisse vor, aber, auch wenn Eschen und Haselnuß sich dort mit Eichen vergesellschaften, sind die **E-Ass.** des Gras- und Staudenwuchses ganz verschieden. Sie schließen sich an die Wasserpflanzenbestände an, wie das so übersichtlich von R. SIEGRIST (38, S. 46—48, S. 129—160) vom Ufer der Aare zur Darstellung gebracht worden ist.

Daß die Elementar-Assoziationen des Waldes da, wo sie nebeneinander auftreten und sich ablösen, jeweils gewisse kleine edaphische, oder im Lichtgenuß bez. der Wärmestrahlung und Folgetrocknis liegende Besonderheiten als Ausschlag für sich im Kampfe um den Raum aus-

nutzen, ist an sich ökologisch verständlich und wird neuerdings zum Zielpunkt besonderer Arbeiten auf kleinstem Raum gemacht. So versucht ADAMSON (36) die Eschen- und Eichen-Waldungen von Cambridge in England in 6 Assoziationen mit Unterabteilungen nach dem Zusammenwirken von Lichtgenuß und sommerlichem Wassergehalt des Bodens zu gruppieren (S. 379 Übersicht im Diagramm). Dabei möchte jedoch die Frage nach dem Lichtgenuß immer mit Beschränkung auf starke Unterschiede gestellt und verwertet werden, nachdem gerade für Waldpflanzen schon durch solche Arbeiten, wie von WOODHEAD (37), die große Anpassungsfähigkeit zahlreicher herrschender Arten an wechselnde Lichtintensität durch Ausbildung der assimilatorischen Gewebe als Licht- und Schattenparenchyme erhärtet ist. Die Scheidung der Elementar-Assoziationen erscheint vielmehr durch gewisse stärkere edaphisch-regionale Einflüsse, durch Isolierung voneinander und durch die gegenseitige Unterstützung geboten, welche in der **E-Ass.** die eine Lebensform der anderen gewährt, worauf auch die Sukzessionen auf kleinstem Raum, z. B. zwischen Flechten, Moosen uud den diesen folgenden Blütenpflanzen, beruhen. Geringere Schwankungen im Lichtgenuß dürften wesentlich für die Aggregationen bald dieser, bald jener Art sein, ohne daß aber eine durchgreifende Änderung der die Assoziationen zusammensetzenden Arten erfolgte.

Literaturnachweise.

1. DRUDE, O.: Ökologie der Pflanzen. Braunschwg. 1913. — Vergl. Beiblatt Nr. 115, Bot. Jb. Syst. Bd. **52** (1914), S. 8—13.
2. — Prinzipien usw. Bot. Jb. Syst. **11** (1889), S. 21—51. — Beiträge Fl. Saxon. I. Isis-Abhandlung Jahrg. 1915, H. **2**, S. 78—100.
3. — Der Herzynische Florenbezirk. — Veg. d. Erde **6**, 1902, Abschn. III, S. 90—103.
4. — Die kartographische Darstellung mitteldeutscher Veg.-Formationen. Dresden 1907. — S.-A. aus Beiblatt Bot. Jb. Syst. 1907, Ber. Freie Vereinig. Syst. u. Pflzgeogr.
5. WARMING, EU., Lehrb. d. ökolog. Pflanzengeogr., 3. Aufl. (Warming u. Gräbner). Lief. III, (1915), S. 275 flgd.
6. FRIES, THORE: Botan. Untersuchg. im nördlichsten Schweden. Vetenskapliga och praktiska undersökningar i Lappland; Akadem. Abh. Uppsala u. Stockh. 1913.
7. GRADMANN, R., Begriffsbildung i. d. Lehre v. d. Pflanzenformationen. — Beiblatt Nr. 99, Bot. Jb. Syst. **43** (1909), S. 91—103.
8. KRAUS, G.: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung d. Standorts auf d. Wellenkalk. Jena 1911.
9. WANGERIN, W.: Vorl. Beiträge z. kartogr. Darstell. Veg.-Format. — Ber. D. B. G. **33**, Heft 4 (1915), S. 168—198.
10. GANONG, W. F.: Contributions to the ecological plant-geography of prov. New Brunswick Nr. 3. Botan. Gazette **36** (1903), S. 161, 280, 349, 429.

11. Mac Millan, C.: Formation of circular muskeag in Tamarack swamps. Bull. Torr. Bot. C. 23 (1896), S. 500—507.

12. Cowles, H. Ch., Ecolog. relations of the veget. Sand dunes of Lake Michigan. Bot. Gaz. 27 (1899), S. 93—391.

13. Brockmann-Jerosch, H., Flora des Puschlav u. ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig 1907. (Kap. IV, S. 237—365.)

14. Brockmann-Jerosch, H., u. Rübel, E.: Die Einteilg. d. Pflanzengesellschaften nach ökol.-physiogn. Gesichtspunkten. Leipzig 1912.

14 a. Rübel, E.: Ökologische Pflanzengeographie. Handwörterbuch d. Naturw. 4 (1913), S. 858 flgd.

15. Du Rietz, G. E.: Einige Gesichtspunkte f. d. Terminologie u. Methodik d. synökolog. Vegetationsbeschreibg. (Deutsche Zusammenfassung.) Svensk Botan. Tidskr. 11 (1917), S. 51, 68.

16. Schade, Fr. A.: Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der sächsischen Schweiz. (Diss. Leipz. 1912.) Bot. Jb. Syst. u. Pflzgeogr. 48, S. 117 bis 210, Taf. 7.

17. Ramann, E.: Bodenbildung und Bodeneinteilung. Berlin 1918.

18. Crampton, C. B.: The veget. of Caithness considered in relation to the Geology. Published under the auspices of the committee for the Survey a. Study of British Vegetation, 1911, S. 1—132.

19. — Geol. relations of stable and migratory Plant formations. Scottish Bot. Review, Jan. Apr. July 1912.

20. Warming, Eu.: Dansk Plantevaekst. 1. Strandvegetation (1906), 325 S. 2. Klitterne 376 S. u. 195 Abb. Kopenhagen 1909.

21. Schimper, A. F. W.: Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

22. Braun, Jos., et Furrer, E.: Remarques sur l'étude des groupements de plantes. Bull. Soc. Languedocienne de Géogr. 36 (1913), S.-A. 22 S.

23. Beck v. Mannagetta, G.: Üb. d. Umgrenzung der Pflanzenformationen. Österr. Bot. Zschr. 1902, Nr. 11.

24. Oliver, F. W., and Tansley A. G.: Methods of Surveying vegetation on a large scale. New Phytologist, 3 (1904), S. 228—237.

25. Cowles, H. Ch.: The causes of vegetative cycles. Botan. Gaz. 51, S. 161, März 1911.

26. Smith, Rob.: On the study of Plant Associations. Natural Science, Febr. 1899, S. 109—120.

27. Raunkiaer, C.: Formationsundersögelse og Formationsstatistik. — Botan. Tidskr. 30 (1909), S. 19—132.

28. — Formationsstat. Undersög. paa Skagens Odde. — l. c. 33 (1912), S. 197.

29. Schorler, B.: Die Algenvegetation an den Felswänden des Elbsandsteingebirges. Abh. d. Naturw. Ges. Isis 1914, S. 3—27.

30. Diels, L.: Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ein Beitrag z. Biol. der Lithophyten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 32 (1914), S. 507—531, Taf. XI.

31. Grebe, C.: Studien z. Biol. u. Geogr. d. Laubmoose. I. S.-A. aus Hedwigia 1917.

32. Ostenfeld, C. H.: The Land-Vegetation of the Faeröes (1908). Botany of the Faeröes based upon Danish investigations, ed. by E. Warming. Part III, S. 867—1026.

33. RÜBEL, E.: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. 615 S. Leipzig 1912. (Sonderabdruck aus Botan. Jahrb. Syst. **47** (1912), Heft 1—4. Mit Karte u. 79 Veget.-Bildern.)

34. ANDERSSON, G., und HESSELMAN, H.: Vegetation och flora i Hamra kronopark. (Auszug: Vegetation und Flora im Staatsforst Hamra Kronopark.) Skogsvårdsförenings Tidskrift 1907, Heft 2, S. 37—102. (Auszug S. VII bis XII.)

35. HESSELMAN, H.: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beihefte z. Botan. Centralblatt, **17** (1904), S. 307—460, Taf. 4—8.

36. ADAMSON, R. S.: An ecological Study of a Cambridgeshire Woodland. Journ. of Linn. Soc., Botany, **40** (1912), S. 339—387.

37. WOODHEAD, TH. W.: Ecology of Woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. (Diss. Zürich 1906.) Journ. Linn. Soc., Botany, **37** (1906), S. 333—406.

38. SIEGRIST, R.: Die Auenwälder der Aare mit bes. Berücksicht. ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flußbegleitenden Pflanzengesellschaften. (Diss. Techn. Hochsch. Zürich.) Aarau 1913.